

Министерство образования и науки Российской Федерации  
ФГБОУ ВО «Уральский государственный педагогический университет»  
Географо-биологический факультет  
Кафедра биологии, экологии и методики их преподавания

## **Эмбриогенез беспозвоночных и его изучение в школе**

Выпускная квалификационная работа

Квалификационная работа  
допущена к защите  
зав. кафедрой  
Н.Л. Абрамова

Исполнитель:  
Исакова Евгения Сергеевна,  
обучающийся ББ-41 группы

---

дата

---

подпись

---

подпись

Руководитель ОПОП:  
Е.А. Дьяченко

Научный руководитель:  
Т.Н. Филинкова  
канд. биол. наук,  
доцент

---

подпись

---

подпись

Екатеринбург 2017

## ОГЛАВЛЕНИЕ

|   |    |
|---|----|
| ВВЕДЕНИЕ .....  | 4  |
| ГЛАВА 1. ОСНОВЫ ЭМБРИОГЕНЕЗА БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ<br>.....                         | 8  |
| 1.1. Понятие эмбриогенеза .....   | 8  |
| 1.2. Методы эмбриологических исследований .....                                       | 8  |
| 1.3. История эмбриологии .....  | 10 |
| 1.4. Образование половых клеток .....   | 13 |
| 1.5. Оплодотворение яйца и дробление зиготы .....                                     | 16 |
| 1.6. Теория зародышевых пластов (листков) .....                                       | 18 |
| 1.7. Частная эмбриология .....  | 22 |
| ГЛАВА 2. ОБЗОР МЕТОДИЧЕСКИХ ПРИЕМОВ И ТЕХНОЛОГИЙ<br>ОБУЧЕНИЯ .....                    | 27 |
| 2.1. Основополагающие понятия .....   | 27 |
| 2.2. Технология развития критического мышления через чтение и письмо<br>(РКМЧП) ..... | 29 |
| 2.3. Технология «Предметно-языковое интегрированное обучение» .....                   | 30 |
| 2.4. Технология «Учебное проектирование» .....  | 31 |
| 2.3. Формы и виды контроля по биологии .....  | 34 |
| ГЛАВА 3. ЭЛЕКТИВНЫЙ КУРС «КЛУБ ЭМБРИОЛОГОВ» .....                                     | 38 |
| 3.1. Понятие элективного курса .....  | 38 |
| 3.2. Программа курса «Клуб эмбриологов» .....   | 46 |
| 3.2.1. Пояснительная записка .....  | 46 |

|   |     |
|---|-----|
| 3.2.2. Содержание курса .....                 | 48  |
| 3.2.3. Требования к результатам обучения..... | 50  |
| ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....                              | 53  |
| ЛИТЕРАТУРА .....                              | 57  |
| ПРИЛОЖЕНИЕ 1 .....                            | 63  |
| ПРИЛОЖЕНИЕ 2 .....                            | 64  |
| ПРИЛОЖЕНИЕ 3 .....                            | 76  |
| ПРИЛОЖЕНИЕ 4 .....                            | 106 |
| ПРИЛОЖЕНИЕ 5 .....                            | 111 |

## ВВЕДЕНИЕ

Изучение эмбриогенеза служит неотъемлемой частью основной образовательной программы и осуществляется при знакомстве с курсом общей биологии в 9 классе, продолжаясь на ступени среднего образования в 10-11 классах. Но этого часто недостаточно для обучающихся, которые увлекаются биологией и в дальнейшем хотели бы связать свою профессиональную деятельность с медициной, ветеринарией, сельским хозяйством или научными исследованиями. Поэтому изучение темы эмбриогенеза беспозвоночных животных, начиная с школьной скамьи, является актуальным, так как служит пропедевтикой научного багажа знаний, который будет дополнен и расширен будущими студентами в вузе. Разве не интересно: как из ничтожных клеток развивается целый организм с набором сложно устроенных органов и систем органов?

Поэтому возникает проблема: какие приемы необходимы для изучения эмбриогенеза беспозвоночных животных в школе, чтобы они были эффективными, тема вызывала интерес и учащиеся достигали результатов?

К сожалению, изучение эмбриогенеза беспозвоночных, применительно к школе – это слабо разработанная область научного исследования, так как нам не встречались подобные элективные курсы. Поэтому мы решили более подробно остановиться на данной теме и определили:

*Объект исследования* – эмбриогенез беспозвоночных животных.

*Предмет исследования* – изучение эмбриогенеза беспозвоночных в школе.

*Цель* – разработать комплекс методических приемов изучения эмбриогенеза беспозвоночных животных в школе.

Методические приемы удобно будет представить в виде системы заданий в *рабочей тетради*, которую можно будет использовать для организации элективного курса. У нас возникла масса идей по поводу названия данного курса – «Как зарождается бабочка и не только...», «Клуб

эмбриологов», «Беспозвоночные это...», «Развитие животных» и др. И, все-таки, мы остановились на «Клубе эмбриологов».

Для достижения поставленной цели были выделены следующие *задачи*:

1. Подобрать и изучить научную и научно-методическую литературу по рассматриваемой теме.
2. Структурировать и изложить информацию об эмбриогенезе беспозвоночных животных (см. прил. 2, 3), разнообразных методических приемах и педагогических технологиях (см. прил. 4).
3. Разработать систему методических приемов изучения эмбрионального развития беспозвоночных и оформить их в виде трех занятий в рабочей тетради (см. прил. 5).
4. Разработать программу курса внеурочной деятельности по изучению эмбриогенеза беспозвоночных животных: «Клуб эмбриологов» с применением данной рабочей тетради.

При проведении исследования мы пользовались следующими *методами*:

1. Анализ – работа с разными источниками, отбор интересующей информации об эмбриогенезе беспозвоночных животных и методике его изучения.
2. Синтез – соединение нескольких свойств эмбриогенеза беспозвоночных в один компонент.
3. Классификация – разделение характеристик эмбриогенеза беспозвоночных животных на отдельные части, удобные для изучения.
4. Сравнение – выявление сходств и отличий в особенностях эмбриогенеза беспозвоночных животных разных систематических групп.
5. Обобщение – получение выводов об общих свойствах эмбриогенеза беспозвоночных, применении приемов, методов и педагогических технологий и их эффективности.

Структура работы включает введение, три главы основного текста, заключение, список литературы в количестве пятидесяти четырех источников и пять приложений.

По материалам выпускной квалификационной работы опубликовано 4 статьи:

1. Исакова Е.С. Эмбриональное развитие и морфометрия синего краба. Результаты исследования Брэдли Г. Стивенса» // Межвузовский сборник: «Актуальные проблемы профессиональной сферы в современном мире: материалы 2-й международной научно-практической конференции молодых ученых на иностранных языках». Екатеринбург, 26 марта / Урал. гос. пед. ун-т. – Екатеринбург, 2015. – Ч. 1. с. 102-104.
2. Исакова Е.С. Таблицы как дидактическое средство при изучении эмбриогенеза беспозвоночных животных // Тематический сборник: «Исследования природных и социально-экономических систем и проблемы естественнонаучного образования»: Материалы всероссийской молодежной научно-практической конференции 23-24 апреля / ФГБОУ ВПО Урал. гос. пед. ун-т. – Екатеринбург, 2015. – с. 134-136.
3. Исакова Е.С. Организация изучения эмбриогенеза животных на уроках биологии в школе // Межвузовский сборник: «Инновационные условия развития науки и образования в межкультурном взаимодействии: комплексный подход»: Материалы II международной научно-практической конференции 9-12 декабря / Том II / АГУ – Сухум, 2015. – с. 75-79.
4. Исакова Е.С. Применение наглядных пособий при изучении темы эмбриогенез беспозвоночных в школе // Тематический сборник: «Экология в средней и высшей школе: синтез науки и образования»: материалы III Всероссийской научно-практической конференции. Челябинск, 18-19 февраля / под научной ред. доктора биологических

наук Н.Н. Назаренко. – Челябинск: Изд-во Челяб. гос. пед. ун-та, 2016.  
– с. 44-46.

По результатам выпускной квалификационной работы была доложена статья на тему: «Элективный курс для обучающихся 9-10 классов «Клуб эмбриологов» в рамках межрегиональной молодежной научно-практической конференции (Екатеринбург, 20-22 марта 2017 г.).

# **ГЛАВА 1. ОСНОВЫ ЭМБРИОГЕНЕЗА БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ**

## **1.1. Понятие эмбриогенеза**

Слово «эмбриология» произошло от греческих слов *em bryo* – в оболочках. Эмбриология первоначально рассматривалась как наука о зародышах, но сегодня такое определение не охватывает полностью предмет данной науки, так как в него входит весь онтогенез особи (ее индивидуальное развитие) [2].

Эмбриогенез – это развитие животного организма, происходящее в яйцевых оболочках вне материнского организма или внутри него с момента активации яйца или оплодотворения до выхода организма из яйцевых оболочек или рождения.

Чтобы понять происхождение эмбриологии и то, как менялся ее облик, необходимо познакомиться с историей развития данной науки, который мы рассмотрим в следующем параграфе, но для начала перечислим методы, которые используют эмбриологи при проведении своих исследований.

## **1.2. Методы эмбриологических исследований**

За время накопления знаний по эмбриологии ее методы менялись и совершенствовались, начиная с сравнительно-описательного метода и заканчивая сложными экспериментальными исследованиями.

Методы эмбриологических исследований можно разделить на 3 группы: описательные, сравнительно-морфологические и экспериментальные.

Описательный метод состоит в наблюдении за изменениями, происходящими при развитии особи.

Сравнительно-морфологический метод заключается в сопоставлении стадий эмбрионального развития различных животных. Благодаря ему



устанавливается сходство особенностей развития различных видов животных.

Группа экспериментальных методов включает изучение развития особи в искусственно измененных условиях или в условиях нарушения типичных соотношений между ее составляющими [47]. Это позволяет проследить и уточнить динамику изменения формы и размеров зародыша в процессе развития. К группе экспериментальных методов мы предлагаем отнести следующие:

- изучение фиксированных срезов зародышей с помощью световой и электронной микроскопии, гисторадиоавтографии, гисто- и иммуноцитохимии. Две первых методики позволяют проводить анализ динамики тканевых и внутриклеточных изменений развития частей зародыша. Благодаря гисто- и иммуноцитохимическим методам проводятся исследования особенностей биохимических процессов в клетках зародышей (синтез ДНК, РНК, специфических рецепторных и регуляторных белков). Данные методы сыграли важную роль при получении информации о клеточной и тканевой дифференцировке в эмбриогенезе животных.
- Маркировка частей зародыша витальными красителями. Он был предложен В. Фогтом в 1925 г. и позволяет изучать перемещение клеток в развивающемся зародыше. При окраске зародыша используются нетоксичные маркеры (нейтральный красный, нильский голубой, древесный уголь), а также антитела к определенным белкам.
- Методы микрохирургии, которые разрабатывались представителями школы Г. Шпемана. Они включают в себя снятие оболочек яиц животных, пересадку частей одного зародыша другому и др. Данные методы используются при изучении последствий разрушения, частей зародыша или отдельных его клеток.
- Трансплантация – это метод при, котором пересаживается маркированный участок зародыша на место ранее удаленного,

применяется для выявления путей миграции клеток и источников развития тканей.

- Эксплантация – это извлечение участка зародыша и выращивание его в искусственной среде. Данный метод позволил получить данные об источниках развития тканей из исследуемого участка эмбриона и выявлять гистогенетические закономерности развития [48].

Соответственно применяемым методам исследования эмбриологию разделяют на описательную, сравнительно-описательную и экспериментальную. Но такое деление не оправдывает себя. Достижения последних лет показывают, что только при сочетании всех методов эмбриологии можно максимально подробно исследовать развитие организма и изобразить его сложную картину [47].

### **1.3. История эмбриологии**

Наука эмбриология насчитывает более чем тысячелетнюю историю. За это время ее облик менялся. Эмбриология с древних времен привлекала внимание людей. Ее началом послужили зоология и акушерская практика. Другое начало науки – мировоззренческое, наблюдения людей подсказывали появление будущего организма из яйца [12, 28].

В ходе подробного рассмотрения истории эмбриологии мы выделили несколько этапов. На первом этапе становления эмбриологии натуралисты занимались вскрытием яиц. В это время в эмбриологии зарождаются два пути осуществления процессов в ходе эмбрионального развития, это теория преформизма и теория эпигенеза. Суть теории преформизма заключается в том, что зародыш формируется уже в гамете, а в ходе эмбриогенеза он лишь увеличивается в размерах. Эта идея берет свое начало со времен Гиппократ (V до н.э). Он предвосхитил идею преформации, утверждая, что все части зародыша формируются одновременно. Немногим ранее возникла противоположная идее преформизма теория эпигенеза. Согласно ей, зародыш

претерпевает постепенное развитие в ходе эмбриогенеза. Ее родоначальником является Аристотель (IV в. до н.э.). Он положил начало общей и сравнительной эмбриологии. Аристотель вскрывал куриные яйца и анатомировал зародышей различных животных. К его заслугам относится классификация животных по эмбриологическим признакам, заложение представлений о различных путях эмбрионального развития. Аристотель предвосхитил теорию рекапитуляции (повторения) признаков суждением о том, что в процессе эмбриогенеза общие признаки появляются раньше частных и полагал, что эпигенез есть правильная альтернатива преформизму. Эта идея актуальна и в наши дни.

На втором этапе уже зарождаются микроскопические исследования. С изобретением в XVI веке микроскопа стало возможным более подробное изучение эмбрионального развития организмов. Один из основоположников научной микроскопии Антони ван Левенгук открыл мир простейших, подробно описал поведение сперматозоидов многих животных. В XVIII в. сторонники преформизма разделились на анималькулистов (сперматиков), которые считали, что зародыш заключен в сперматозоиде, и овистов, убежденных в том, что зародыш находится в яйцеклетке. Одним из выдающихся преформистов был профессор Геттингенского университета Альбрехт фон Галлер. Он наблюдал за увеличением размеров и массы зародыша цыпленка, одним из первых применив в эмбриологии количественный метод [12].

Третий этап ознаменовался созданием теории зародышевых листков. Академик Петербургской Академии Наук Каспар Фридрих Вольф показал на примере развития кровеносной и пищеварительной систем цыпленка, что сначала эти системы выглядят как листки, затем как желобки, а потом превращаются в трубки. Великие эмбриологи XIX века Христиан Генрих Пандер и Карл фон Бэр строили свои работы на признании исследований Вольфа. Х. Пандер первым ввел в эмбриологию понятие о зародышевых листках (он различал их три: серозный, слизистый, средний – кровяной) и

установил, что в зародышевом развитии органы образуются путем изгибания этих листков. К. Бэр впервые обнаружил настоящее яйцо у млекопитающих. Он изучал эмбриогенез цыпленка, развил теорию о зародышевых листках, выделил анимальный (дающий покровы и нервную систему) и вегетативный листки (дающий сосуды, мышцы и пищеварительный тракт), а также зародышевую хорду. Бэр описал развитие всех главных органов позвоночных животных и обнаружил сходство эмбрионов высших и низших животных. Эти исследования позволили ученому сформулировать закон зародышевого сходства. Параллельно был открыт закон эмбриональной дивергенции, смысл которого заключается в том, что в эмбриональном развитии сначала возникают признаки типа (наиболее общие), затем класса, а в последнюю очередь рода и вида. Представления Бэра об эмбриональном развитии вылились в предложенную им блестящую формулу: онтогенез есть преформированный эпигенез, которая является идеей современной эмбриологии. Опираясь на методологическую базу, заложенную Бэром, Т.Л. Бишов уточнил представления о зародышевых листках, дав им названия, которые используются и в наши дни: эктодерма, мезодерма, энтодерма. А также ученый установил, что зародышевые листки разных животных имеют сходное гистологическое строение [12].

На четвертом этапе большое внимание уделяли синтезу эмбриологии и эволюции. Эмбриологией стали интересоваться и ученые-эволюционисты. Чарльз Дарвин подбирал сведения по эмбриологии, доказывающие реальность эволюции. Эрнст Геккель является последователем и пропагандистом учения Ч. Дарвина. Ученый сформулировал основной биогенетический закон, который гласит: развитие зародыша (онтогенез) есть краткое и сжатое повторение эволюционного развития (филогенеза) данной группы организмов. Филогенетическое направление в эмбриологии в XIX в. развивали Александр Онуфриевич Ковалевский и Илья Ильич Мечников. А.О. Ковалевский исследовал и установил общие закономерности в развитии беспозвоночных и позвоночных животных, распространил на

беспозвоночных учение о зародышевых листках, доказав родство организмов. И.И. Мечников создал теорию фагоцителлы, которая способствовала механизму происхождения многоклеточных животных.

Пятый этап включает теорию неodarвинизма. Создатель неodarвинизма Август Вейсман применил цитогенетический подход для объяснения эмбриогенеза, предложив концепцию зародышевой плазмы, согласно которой половые и соматические клетки различаются потенциально. Ганс Дриш проводил опыты над гребневыми. У них изоляция бластомера на стадии двухклеточного зародыша и удаление части плазмы сопровождается уменьшением числа развивающихся гребней [41]. Благодаря опытам ученого была окончательно доказана роль цитоплазмы в дифференцировке развивающегося зародыша. Г. Дриш создал и глубоко обосновал физиологию развития, согласно которой зародыш на каждой стадии развития необходимо рассматривать как организм. Он объяснял развитие как смену элементарных процессов, сопровождающих каждую стадию. Эксперименты Дриша способствовали укреплению в эмбриологии эпигенетической концепции, актуальной в наше время. В эмбриологии постепенно стал доминировать аналитический подход, начинала формироваться экспериментальная и аналитическая эмбриология. В результате многочисленных исследований сформировался современный облик науки эмбриологии, ее методологическая и теоретическая база, которая используется при изучении эмбрионального развития организмов [12].

Благодаря накоплению большого количества знаний по эмбриологии, ученые стали рассматривать данную науку в эволюционном контексте.

#### **1.4. Образование половых клеток**

Чтобы более полно отразить ход развития животных, необходимо рассматривать процессы, которые подготавливают эмбриональное развитие.

Эти процессы включают в себя формирование половых клеток, их рост и созревание, а также оплодотворение, в результате которого образуется зигота. Перед тем как стать способными к оплодотворению, яйцеклетка и сперматозоид проходят длинный путь развития.

В организме животных выделяется два типа клеток – соматические и половые (гоноциты). У многих животных половые клетки отделяются от соматических очень рано, это особенно характерно для членистоногих, круглых червей, щетинкочелюстных и других беспозвоночных [2].

Первичные гоноциты и резервные клетки способны двигаться самостоятельно до места закладки половой железы гонады по ориентированным волокнам внеклеточного матрикса. Но значительную часть пути они проводят пассивно. На стадии первичных гоноцитов мужские и женские половые клетки неотличимы. Различия появляются после их проникновения в половые железы, где гоноциты размножаются путем митотических делений. В этот период половые клетки называются гониями, женские – оогониями, мужские – сперматогониями. Оогонии прекращают размножаться еще в эмбриональном периоде жизни самки, задолго до наступления половой зрелости, а сперматогонии, размножаются в течение всего периода зрелости самца. Некоторые из этих клеток прекращают делиться и вступают в период роста, превращаясь в ооциты и сперматоциты. При интенсивном росте ооцитов значительно увеличивается количество цитоплазмы и накапливается много запасных питательных веществ. В этот период они называются ооцитами первого порядка и вступают в профазу I мейоза [2]. Механизм роста ооцита неодинаков у разных животных и зависит от типов питания яйцеклеток (см. прил. 2, табл. 1).

В конце периода роста количество ДНК в ядре удваивается, и ооцит становится тетраплоидным. Затем происходят два деления созревания и образуются 4 гаплоидные клетки: одно зрелое яйцо и три редукционных тельца. Основной особенностью делений созревания в ооцитах является то, что они резко неравномерны. Перед первым делением созревания ядро

ооцита мигрирует к его поверхности. Таким образом, в ооците выделяется два полюса: анимальный – точка ооцита, к которой ближе всего находится ядро и вегетативный – противоположный анимальному. Далее в результате первого деления созревания половина хромосомного набора выталкивается в маленькую клетку – первое редукционное (направительное) тельце, а яйцевая клетка после этого процесса называется ооцитом II порядка. Второе деление созревания происходит путем выделения II редукционного тельца таких же размеров, как и I. Биологический смысл резкой неравномерности деления созревания заключается в том, что невыгодно дробить на части накопленный в процессе роста яйцеклетки запас питательных веществ [2].

При сперматогенезе потомками гоноцитов служат стволовые сперматогенные клетки. Эти клетки нерегулярно делятся, оставаясь в недифференцированном состоянии. Далее их деления становятся более регулярными, а после каждого деления клетки изменяют свою величину и форму. Такие клетки называют сперматогониальными. Сперматогониальные деления постоянно происходят у половозрелых самцов. Число делений строго определено для каждого вида. Огромное количество продуцируемых сперматозоидов возникает за счет делений стволовых клеток. Когда сперматогоний вступает в профазу первого деления созревания, он становится сперматоцитом I порядка, который делится на два сперматоцита II порядка, а последние в ходе второго деления созревания – на две сперматиды. Затем каждая сперматίδα в результате сложных цитологических преобразований становится сперматозоидом. Процесс спермиогенеза продолжается несколько дней (4 дня у морского ежа). Сперматогонии, сперматоциты и сперматиды почти непрерывно связаны друг с другом цитоплазматическими мостиками, образуя синцитий (слой сросшихся клеток). Этим объясняется высокая степень синхронности их делений. Соматические клетки в стенках семенных канальцев (так называемые клетки Сертоли) снабжают сперматогониальные клетки питательными веществами и гормонами [2].

Таким образом, установлено соотношение индивидуального и исторического развития. Эволюционное развитие живых существ и эволюцию их онтогенеза можно считать синонимами. У живых организмов в процессе эволюции возникло явление рекапитуляции (повторения), согласно которому у высших форм, в силу наследственности, сохраняются черты развития, свойственные их предкам. Благодаря наличию рекапитуляций можно установить родственные отношения между животными. Но, в силу изменчивости, могут появиться новоприобретенные особенности организмов [17].

### **1.5. Оплодотворение яйца и дробление зиготы**

В зрелых половых клетках все жизненные процессы подавлены, можно сказать, что клетки находятся в состоянии анабиоза. Оплодотворение служит толчком к выходу яйцеклетки из анабиотического состояния. Оплодотворением называется процесс слияния сперматозоида с яйцеклеткой с последующим слиянием их ядер в единое ядро оплодотворенного яйца – зиготы. Сперматозоид выполняет две функции: 1) активация яйца, т.е. побуждение его к началу развития (в качестве активирующего фактора сперматозоид может быть заменен химическими или механическими агентами); 2) внесение в яйцеклетку генетического материала отца. Яйцеклетка может развиваться и путем партеногенеза, который осуществляется без участия сперматозоида [2].

После оплодотворения начинается митотическое деление ядра зиготы, которое после первого деления разворачивается в серию делений ядер и цитоплазмы. Этот процесс характеризуется следующими особенностями:

1) Масса цитоплазмы разделившихся клеток зародыша не увеличивается, в результате суммарный объем и масса всех возникших клеток не превышает объем и массу яйцеклетки во время оплодотворения.



2) Яйцеклетка претерпевает процесс дробления, представляющий собой многократные митотические деления зиготы, в результате которых зародыш становится многоклеточным, сохраняя диплоидный набор хромосом.

После деления яйцеклетка дробится на все более мелкие клетки – бластомеры. Плоскости, разделяющие бластомеры, называются бороздами дробления. Основная биологическая функция дробления – образование многоклеточности.

Особенности дробления яиц связаны с количеством желтка и его распределением в цитоплазме. Эта важнейшая гипотеза была высказана О. Гертвигом. На основании этого яйца разделяются на: алецитальные, изолецитальные, телолецитальные и центролецитальные (см. прил. 2, табл. 3) [39]. Морфология дробления яиц имеет свои особенности, что привело к появлению различных типов дробления (см. прил. 2, табл. 4, 5, 6, 7) [2, 12, 17, 39].

Яйцо одного и того же вида животного на разных этапах развития может дробиться равномерно или неравномерно. Кажущаяся хаотичность и простота анархического дробления позволили Л. Н. Жинкину в 1951 г. предположение о том, что оно является примитивным, не установившимся и что от него произошли спиральный и радиальный типы дробления [44]. Черты спирального дробления у кишечнополостных отмечал И.И. Мечников в 1886 г. [23]. По гипотезе Г. А. Шмидта (1951), радиальное дробление произошло от спирального [42].

Правила О. Гертвига дают ключ к пониманию причин разных типов дробления яиц. Первое правило Гертвига: ядро занимает центр активной протоплазмы, в алецитальных и изолецитальных яйцах ядро расположено ближе к центру, а у телолецитальных ядро расположено эксцентрично, ближе к анимальному полюсу. Второе правило Гертвига: веретено деления ядра располагается в направлении наибольшей протяженности чистой протоплазмы [39].

### **1.6. Теория зародышевых пластов (листков)**

В результате дробления зародыш становится многоклеточным. Сначала клетки располагаются в один слой, и зародыш превращается в бластулу, которая является заключительной стадией дробления. Согласно теории зародышевых пластов, Х. Пандера и К. Бэра, зародыш состоит из пластов клеток – зародышевых пластов, или листков – наружного – эктодермы, внутреннего – энтодермы. Позднее между ними возникает третий, или средний зародышевый листок – мезодерма [4].

Бластулы разных животных устроены неодинаково, это связано с особенностями дробления яиц. Согласно этому существуют различные типы бластул (см. прил. 2, табл. 8) [12, 17, 39]. Если бластомеры остаются шарообразными и сплющиваются в местах соприкосновения, оставляя щели, бластула имеет полость, называемую сегментационной полостью, или в честь К. Бэра бэровской полостью, которая по мере дробления увеличивается. По мере дробления центральные бластомеры удаляются друг от друга, а периферические теснее контактируют, в результате слой бластомеров приобретает вид эпителиоидного пласта. Полость дробления превращается в полость бластулы – бластоцель. Слои клеток стенки бластулы образуют бластодерму [39].

Бластула, состоящая из большого количества бластомеров, становится двухслойной и переходит в развитии на новую стадию - гастролу (от греч. *gastre* – выпуклость, чрево сосуда) в результате совокупности процессов, называемых гастрულიей. Существуют разные типы гастрულიи, характерные для многоклеточных (см. прил. 2, табл. 9) [2, 12, 17, 39].

У всех животных, за исключением кишечнополостных, в связи с гастрულიей возникает третий зародышевый пласт – мезодерма. Во время гастрულიи зародыш становится двухслойным, у него образуется внутренний слой клеток – энтодерма и наружный – эктодерма. Затем между экто- и энтодермой образуется третий зародышевый пласт – мезодерма. Это совокупность клеточных элементов, залегающих между эктодермой и

энтодермой, в бластоцеле. В результате зародыш становится трехслойным. Можно установить два принципиально разных пути возникновения мезодермы (см. прил. 2, табл. 10) [17]. Мезодерма и мезенхима отличаются по происхождению. Мезенхима большей частью эктодермального происхождения, начало мезодерме дает энтодерма. У многих животных со спиральным дроблением мезенхима появляется еще в ходе дробления. У иглокожих источником мезенхимы являются микромеры и энтодерма.

При энтероцельном способе обособления мезодермы и целома за счет гастрोцеля возникает вторичная полость тела. Судьба бластопора у разных животных неодинакова. Животные делятся на:

а) Первичноротых (Protostomia) – червей, моллюсков, членистоногих, у которых первичный рот в процессе развития становится дефинитивным (окончательным) ртом взрослого животного.

б) Вторичноротых (Deuterostomia) – хордовых, иглокожих, а также щетинкочелюстных, плеченогих, кишечнодышащих. У них бластопор превращается или в анальное отверстие или (у хордовых) в нервно-кишечный канал, находящийся на заднем конце эмбриона. Рот возникает на переднем конце, на брюшной стенке, в результате впячивания эктодермы и прободения стенки кишки [39].

Зародышевые пласты не являются чем-то обособленным друг от друга, их возникновение и дальнейшие изменения происходят благодаря взаимной зависимости частей эмбриона. Зародышевые пласты как совокупности клеток отличаются друг от друга положением в общей системе зародыша и некоторыми цитологическими особенностями. При нормальном развитии зародышей зародышевые пласты, взаимодействуя между собой, продолжают дифференцироваться, и каждый из них принимает участие в образовании зачатков определенных органов и систем органов. Определенные органы берут начало от одного и того же зародышевого пласта (см. прил. 2, табл. 11). Почти всегда каждый орган развивается из клеточных элементов двух или трех зародышевых пластов [39].

Таким образом, гастрюляция непосредственно приводит к периоду органогенеза. У одних животных закладываются органы и системы органов, приобретающие постепенно дефинитивное значение, а у других животных сначала формируются органы, свойственные личинке, затем совершается метаморфоз, в ходе которого происходит постепенное формирование дефинитивных органов взрослого организма. У беспозвоночных отсутствует единый план в строении эмбриона, поэтому невозможно создать схему абстрактного эмбриона беспозвоночного животного.

Теория зародышевых пластов несет ключ к пониманию процессов гастрюляции, гисто- и органогенеза. К. Бэр создал основу для теории зародышевых листков (1828 г.). Основатель современной теории зародышевых листков А.О. Ковалевский, который в 1865-1871 гг. вместе со своими современниками И.И. Мечниковым (1886) и Э. Геккелем (1866, 1871 г.) обнаружили зародышевые листки у беспозвоночных животных и внесли коррективы в их описание [39]. В результате, к концу XIX в. сложилась классическая теория зародышевых листков, которая включает следующие положения:

1. У всех многоклеточных животных образуются два или три зародышевых листка, дающие начало всем органам.
2. Зародышевые листки занимают определенное положение в теле зародыша и имеют соответствующие названия: экто-, энто- и мезодерма.
3. Для зародышевых листков характерна специфичность, т.е. каждый из них дает строго определенные зачатки, одинаковые у всех животных.
4. Зародышевые листки рекапитулируют (повторяют) в онтогенезе первичные органы общего предка всех многоклеточных и поэтому гомологичны.
5. Развитие органа из того или иного зародышевого листка указывает на его эволюционное происхождение из соответствующего первичного органа предка [17].

Геккель создал теорию о происхождении многоклеточных, согласно которой предком их является гастрей – двухслойное животное, похожее на гастролу современных зародышей животных. Суть теории зародышевых листков в том, что они стали рассматриваться как наследие первичной двухслойной формы предка Metazoa.

Теория зародышевых пластов – самое крупное морфологическое обобщение за всю историю эмбриологии. По мнению Б.П. Токина, в настоящее время, несмотря на сомнения в ее правильности и ошибочности ряда утверждений ее основателей, понятия об эктодерме и мезодерме никем из эмбриологов не оспариваются. Все согласны, что эти понятия характеризуют определенные этапы развития зародышей, отражают последовательность образования зачатков органов [39]. Уже во время создания этой теории И.И. Мечников отвергал гипотезу Геккеля о гастрее, считая безосновательным рассмотрение инвагинационной гастролы как первичной эмбриональной формы. По мнению Мечникова, более примитивной следует считать мультиполярную иммиграцию. Образование гастролы путем инвагинации не характерно для низших многоклеточных. В противовес геккелевской теории о гастрее, Мечников создал теорию фагоцителлы, согласно которой предком Metazoa было первобытное животное, не имеющее пищеварительной полости. Пищевые частицы оно захватывало поверхностными клетками благодаря способности к фагоцитозу [23]. Эмбриологи тех времен могли видеть лишь внешние проявления гастрюляции, последовательный ряд состояний. Поэтому, по мнению Б.П. Токина, необходимо отказаться от представлений о зародышевых пластах как о стойких определенных образованиях, о первичных «органах» зародыша. Гастрюляция – это процесс. Зародышевые пласты – это органическая часть целого зародыша, функцией которой является способность дать в ходе развития ряд производных. Однако не следует на основании исключений и отклонений от схемы органогенеза, продиктованной теорией зародышевых листков, отказываться от самой теории, но не нужно пренебрегать и

исключениями, чтобы правильно представлять процесс развития зародышей. Эмбриология располагает доказательствами гомологии одноименных зародышевых листков у всех многоклеточных животных. Теория зародышевых листков имеет большое общебиологическое значение как одно из доказательств единства всех многоклеточных [39].

### **1.7. Частная эмбриология**

Основные положения общей эмбриологии служат почвой для построения системы знаний об эмбриогенезе отдельных таксономических групп беспозвоночных, а далее позвоночных животных. Но чтобы подойти к рассмотрению особенностей развития Многоклеточных животных необходимо познакомиться с развитием Простейших. Под онтогенезом простейших следует понимать отрезок времени, длящийся от момента деления старой особи на два новых организма до наступления следующего деления. Простейшее растет и претерпевает морфологические и физиологические изменения. Деление, являющееся основной формой размножения простейших, представлено такими вариантами, как монотомия (простое деление надвое) [17], например, у сосущих инфузорий (Suctoria), ведущих прикрепленный образ жизни [16]; палинтомия (повторное деление); синтомия или шизогония (множественное деление), наблюдается у паразитических жгутиконосцев, амёб и споровиков [17].

Более подробно особенности, механизмы и закономерности развития отдельных таксономических групп беспозвоночных животных рассмотрены в приложении (см. прил. 3).

В заключение этой главы следует отметить, что в ходе многочисленных исследований эмбриогенеза различных групп животных было накоплено огромное количество информации, которая используется на современном

этапе развития эмбриологии и служит основой для изобретения новых методов исследования.

Эмбриональное развитие организмов является начальным этапом их онтогенеза. Индивидуальное развитие организма берет начало от момента оплодотворения яйцеклетки сперматозоидом. Этому предшествует образование половых клеток, которое представляет собой сложный процесс: ово- и сперматогенез, питание, рост и созревание гамет. Яйца разных животных отличаются по размерам, форме, типу питания, содержат различные оболочки. В яйце выделяется вегетативный и анимальный полюс, к которому смещено ядро, а также содержатся желточные клетки (желток). Существует классификация яиц в зависимости от количества желтка и его распределения в цитоплазме. В результате оплодотворения формируется зигота, которая начинает делиться путем митоза, этот процесс называется дроблением. Для разных животных характерны различные типы дробления яиц, которые зависят от количества желтка, глубины проникновения борозд дробления, величины образующихся бластомеров, одновременности/неодновременности дробления бластомеров, их взаимного пространственного расположения. Так протекает бластуляция – процесс формирования однослойного зародыша. Существуют различные типы бластул, формирующихся в результате дробления, которые отличаются по форме, размерам составляющих их бластомеров, а также по способствующему их возникновению типам дробления. Затем происходит процесс гастрюляции (образование двух зародышевых листков: наружного – эктодермы и внутреннего - энтодермы), который также разделяется на типы в зависимости от механизмов преобразования бластулы. Следующая стадия – образование мезодермы, при этом зародыш становится трехслойным. Выделяют два способа формирования мезодермы: телобластический и энтероцельный. При первом способе мезодерма образуется из телобластов, обособляющихся между экто- и энтодермой по бокам бластопора, при энтероцельном способе мезодерма появляется в виде карманообразных

выступов первичного кишечника, которые отшнуровываются в форме целомических мешков.

Все животные разделяются на первично- и вторичноротых. У первичноротых (червей, моллюсков, членистоногих) рот формируется на месте бывшего бластопора, а мезодерма закладывается телобластическим способом. У вторичноротых (иглокожих и хордовых) на месте первичного рта образуется анальное отверстие, а рот возникает в виде впячивания эктодермы; мезодерма закладывается энтероцельно.

Когда все три зародышевых листка сформированы, начинается образование тканей (гистогенез) и формирование органов (органогенез). Эктодерма дает начало покровам тела, нервной системе, передней и задней кишке, из переднего отдела кишечника развивается эпителий дыхательной системы. Из энтодермы формируется эпителий средней кишки, пищеварительные железы. Мезодерма (производное энтодермы) образует все мышечные ткани, все виды соединительной, хрящевой и костной тканей, каналы выделительных органов, перитонеум полости тела, кровеносную систему, часть тканей яичников и семенников. Частью мезодермы является мезенхима, она играет большую роль в формировании личинки и дефинитивных (окончательных) органов.

Теория зародышевых пластов (листков) является важным обобщением, которое дало ключ к пониманию процесса формирования тканей и органов животных. Каждый из трех листков дает начало определенным органам, а у разных животных эти органы формируются из одного и того же зародышевого листка. Данная теория служит доказательством единства происхождения всех многоклеточных животных.

Индивидуальное развитие беспозвоночных животных в совокупности составляет картину исторического развития, при этом наблюдается преемственность в развитии организмов, из которой складывается эволюция эмбриогенеза. Наиболее примитивными в эволюционном плане являются простейшие. Они обнаруживают в своем онтогенезе черты сходства с



начальными стадиями развития примитивных Metazoa (в клетках колонии *Volvox globator* митотические веретена при делении расположены наклонно – сходство с спиральным дроблением, в результате деления образуется стомобластула, которая затем выворачивается – сходство с ивагинацией).

О. М. Иванова-Казас и Е.Б. Кричинская выделяют следующие типы развития, характеризующие большие группы животных: спиральный, артроподный, характерные для первичноротых, и радиальный, свойственный вторичноротым животным. При спиральном типе развития образуются телолецитальные яйца, протекает спиральное дробление, в результате которого формируется целобластула, мезодерма обособляется телобластическим способом, рот закладывается на месте blastopore, характерна личинка трохофорного типа. Не все первичноротые сохранили спиральный тип развития, например, плоские черви утратили почти все признаки данного типа развития [17].

Артроподный тип развития характерен для членистоногих. У них формируются центрлецитальные яйца, которые претерпевают поверхностное дробление, в результате образуется перибластула. Формообразовательные процессы сосредоточены в небольшой части бластодермы – зародышевом пятне (зародышевой полоске), зародышевые листки образуются путем иммиграции, возникают новые личиночные формы.

Радиальный тип дробления характеризуется наличием изолецитальных яиц, радиального дробления, целобластулы, ивагинационной гастролы, превращения blastopore в анальное отверстие, обособления мезодермы энтероцельным путем, личинки диплеврулы. Данный тип дробления свойствен иглокожим.

Типы развития не имеют строгой приуроченности к какому-либо одному таксономическому типу. Например, спиральный тип развития характерен для плоских и кольчатых червей, нематод, моллюсков и некоторых других групп животных. Для круглых червей сложно определить какую-либо одну эмбриологическую характеристику. В пределах каждого

типа развития наблюдаются разные варианты, соответствующие эволюционному развитию данного типа и являющиеся связующей нитью с более примитивным типом развития. Например, сохранение полного дробления со следами спиральности у низших ракообразных свидетельствует о происхождении артроподного типа развития от спирального. Существуют варианты, служащие отправной точкой для новых типов развития. Например, у кольчатых червей и моллюсков наблюдаются тенденции к накоплению в яйцах большого количества желтка, завершающиеся в развитии головоногих моллюсков, для которых характерно дискоидальное дробление, вторичноизмененный способ образования зародышевых листков, утрата трохофорной личинки [17].

Таким образом, становится очевидной эволюционная преемственность между различными типами развития.

## **ГЛАВА 2. ОБЗОР МЕТОДИЧЕСКИХ ПРИЕМОВ И ТЕХНОЛОГИЙ ОБУЧЕНИЯ**

Изучение эмбриогенеза беспозвоночных животных наиболее полным и подробным образом невозможно без опоры на знания их систематики, внешнего и внутреннего строения, а также филогении. Данный материал мы представили и подробно описали в предыдущей главе, а также в приложении (см. прил.3). Даже на первый взгляд ясно, что информация достаточно обширна и сложна для понимания старшеклассниками – будущими студентами вузов, но педагог, грамотно подбирающий разнообразные методические приемы и включающий элементы эффективных педагогических технологий имеет возможность помочь обучающимся освоить данный материал в рамках изучения элективного курса.

Ниже представлен перечень основополагающих понятий по методике преподавания предмета, раскрыты основные и важные моменты применения различных педагогических технологий обучения.

### **2.1. Основополагающие понятия**

Элективный курс – это не совсем то, что мы привыкли считать внеурочной деятельностью, это полноценный общеобразовательный курс по выбору учащихся, в основном это старшеклассники, у которых имеется профилизация обучения в естественнонаучном, в частности ветеринарно- и медико-биологическом направлении [18, 24, 45]. Поэтому в рамках рассматриваемого элективного курса целесообразно использовать приемы и техники обучения как на обычных уроках [1, 6, 7], но в этом случае простор для творчества педагога шире и можно больше воплотить нестандартных идей и задумок, которые будут уместны в конкретно взятом случае и ориентированы на практику.

Существует множество методических приемов и педагогических технологий обучения, которые помогают сделать учебный процесс более

интересным и увлекательным занятием, а самое главное - эффективным. Остановимся подробнее на методе, методических приемах и технологиях [9, 35].

Метод обучения – это система последовательных взаимосвязанных действий учителя и обучающихся, обеспечивающих усвоение содержания образования. Характеризуется тремя признаками: обозначает цель обучения, способ усвоения, характер взаимодействия субъектов обучения [49].

Методический прием – это элемент, деталь метода обучения, его составная часть или отдельный шаг в той учебной работе, которая происходит при применении данного метода. В процессе обучения как методы, так и методические приемы переплетаются, взаимодействуют [5].

Под педагогической технологией понимают –

1. Описание процесса достижения планируемых результатов обучения.
2. Цепочку действий и операций, ориентированных на результат.
3. Системный метод создания, применения и определения процесса преподавания и усвоения знаний с учетом технических и человеческих ресурсов и их взаимодействия, целью которого служит оптимизация форм образования [50].
4. Совокупность средств и методов воспроизведения теоретически обоснованных процессов обучения и воспитания, позволяющих успешно реализовывать поставленные образовательные цели. Педагогическая технология предполагает соответствующее научное проектирование, при котором эти цели задаются достаточно однозначно и сохраняется возможность объективных поэтапных измерений и итоговой оценки достигнутых результатов [51].

Далее рассмотрим несколько педагогических технологий, которые уместно применять при создании занятий по элективному курсу [20].

## **2.2. Технология развития критического мышления через чтение и письмо (РКМЧП)**

В книге С. И. Заир-Бек «Развитие критического мышления на уроке» [15] приводится ряд достаточно интересных стратегий смыслового чтения – комплекса приемов работы с текстовой информацией для ее переработки в ценностно-смысловые установки в соответствии с коммуникативно-познавательной задачей. Такие приемы могут помочь развить критическое мышление обучающихся. Для этого существует технология РКМЧП – развития критического мышления через чтение и письмо — это процесс соотнесения внешней информации с имеющимися у человека знаниями, выработка решений о том, что можно принять, что необходимо дополнить, а что — отвергнуть. При этом иногда приходится корректировать собственные убеждения или даже отказываться от них, если они противоречат новому знанию.

Критическое мышление учит активно действовать и помогает понять, как надо поступать в соответствии с полученной информацией. Разумеется, при этом нужны не только способности к внутреннему размышлению, но и умение обсуждать, взаимодействовать с другими людьми (причём не только спорить, но и находить точки соприкосновения). При критическом мышлении, задействованы не только разум, но и эмоции и чувства. В итоге, критическое мышление учит способам активных действий, в том числе и социально значимых.

Применение стратегий работы с текстом может помочь осмыслить главную информацию, содержащуюся в нем. Чем интереснее и необычнее будет содержание стратегии, тем это вызовет больший интерес учащихся и поможет им в запоминании информации. Существуют следующие технологии продуктивного чтения (или по-другому – стратегии смыслового чтения): составление кластера, интеллект-карт, таблицы «инсерт» и «ЗХУ» (знаю, хочу знать, узнал) и т.д. (см. прил. 4) [7, 11, 15, 21].

### **2.3. Технология «Предметно-языковое интегрированное обучение»**

Понятие CLIL – предметно-языковое интегрированное обучение (Content and Language Integrated Learning) служит для описания метода обучения предмету с помощью средств иностранного языка, главной целью которого является изучение предмета и улучшение языковых навыков в иностранном языке.

Описываемый метод не нов, т.к. его давно используют в разных школах европейских стран, таких как Финляндия, Венгрия, а также в странах Прибалтики – Литве и Эстонии. Одним из преимуществ метода является то, что он не имеет ограничений в усовершенствовании языковых навыков и знаний по предмету.

В планировании программы обучения с использованием CLIL учитывают четыре компонента (4C): content (содержание), communication (общение), cognition (мыслительные способности), culture (культурологические знания).

Кроме этого выделяют пять аспектов, которые реализуются различным образом в зависимости от возраста обучающихся, их социально-лингвистической среды и степени погружения в CLIL: культурный, социальный, языковой, предметный и обучающий аспекты.

Исходя из практики были выделены положительные и отрицательные стороны данной методики. К плюсам относят повышение мотивации к изучению иностранного языка у обучающихся, становление изучения языка как более целенаправленного процесса, так как язык используется для решения конкретных коммуникативных задач. Обучающийся пропускает через себя достаточно большой объем лингвистического материала, что можно считать полноценным погружением в естественную языковую среду. Следует отметить, что работа над определенными темами позволяет выучить специфические термины, некоторые языковые конструкции, способствующие обогащению словарного запаса обучающихся

терминологией по предмету и готовит его к дальнейшему изучению и применению полученных знаний и умений [28].

Одобренная Правительством Российской Федерации стратегия модернизации общего образования [38] ставит изучение иностранных языков в ряд приоритетов развития образования. Поэтому необходимо создавать благоприятные условия для овладения предметными знаниями, в нашем случае биологическими, и применять элементы двуязычного обучения для развития творческого личностного потенциала школьников [28].

Следует отметить, что при разработке планов и технологических карт занятий [1, 6, 10] с применением методики предметно-языкового интегрированного обучения следует учитывать возрастные особенности обучающихся, а также их знания иностранных языков. Необходимо использовать эту технологию лишь в том случае, когда это обеспечивает двустороннюю мотивацию со стороны педагога и учащихся, но ни в коем случае нельзя делать применение иностранного языка самоцелью, а стоит целесообразно применять рассматриваемую технологию в качестве помощи и новаторского подхода. Кроме того, не все темы элективного курса с биологическим содержанием могут вместить в себя предметно-языковую интеграцию; это связано с спецификой изучаемого предмета и наличием точек соприкосновения между предметами.

В качестве теоретического материала для организации занятий элективного курса с применением методики предметно-языкового интегрированного обучения можно использовать статьи зарубежных ученых об исследованиях и экспедициях, а также энциклопедический материал.

#### **2.4. Технология «Учебное проектирование»**

В концепции долгосрочного социально-экономического развития Российской Федерации на период до 2020 г. [19] отмечается факт

возникновения системных вызовов для экономики, одним из которых является возрастание роли человеческого капитала как основного фактора экономического развития. Современная школа становится площадкой для выполнения социального заказа: формированию ключевых компетенций, предполагающих использование усвоенных знаний, умений и способов деятельности для решения практических задач; деятельностному характеру образования, направленности содержания образования на формирование общих учебных умений и навыков [26].

В соответствии с федеральным государственным образовательным стандартом (ФГОС) [43] реализуется системно-деятельностный подход, подразумевающий признание решающей роли содержания и способов организации образовательной деятельности и учебного сотрудничества в достижении целей личностного, социального и познавательного развития школьников. Из этого следует, что в школе должна реализовываться программа формирования компетенций, обучающихся в области учебно-исследовательской и проектной деятельности [40].

Таким образом, формирование навыков выполнения проектной и исследовательской деятельности следует осуществлять в системе основного и дополнительного образования [26]. Поэтому в деятельность по освоению содержания элективного курса для 9-10 классов включена программа освоения способов деятельности путем проведения учебных исследований и создания проектов.

При внедрении проектного обучения решающим звеном является учитель, который превращается в организатора деятельности, консультанта и коллегу по решению поставленной задачи на добывание знаний и поиск информации в различных источниках [8].

Ученику часто приходится работать самостоятельно и брать на себя ответственность при принятии решений.

Учебный проект с точки зрения обучающегося – это возможность максимального раскрытия своего творческого потенциала, работа,



позволяющая проявить себя индивидуально или в группе, а также деятельность, направленная на решение интересной проблемы [46].

Учебный проект с точки зрения учителя – это интегративное дидактическое средство развития, обучения и воспитания, помогающее формировать проектную деятельность, вырабатывать и развивать навыки проектирования школьников, такие как проблематизация, целеполагание и планирование деятельности, результативность и успешность решения проблемы проекта, презентация хода работы и результатов деятельности, поиск и отбор актуальной информации, практическое применение школьных знаний в нестандартных ситуациях и др. [26].

Большое внимание в современных образовательных стандартах уделяется оценке достижений планируемых результатов образования. Оценивание выступает одновременно в роли средства и цели обучения. Оценивание самооценивание входит в состав УУД. Контрольно-оценочную деятельность обучающихся следует формировать и использовать. Благодаря учебному проектированию успешно решаются обе эти задачи.

Оценивание успешности учащихся в проектной деятельности производится как учителем, так и учеником (само- и взаимооценка), а также экспертами. Оценивание результатов самостоятельной работы школьников осуществляется с приоритетом самооценки над остальными видами оценивания. Только при этом условии рефлексивные умения обучающегося будут формироваться от проекта к проекту.

Педагогу не следует оценивать работу только традиционной отметкой в приоритете при оценивании проектной деятельности школьников применяется безотметочное, т.е. качественное, словесное оценивание [25, 36].

Таким образом, проектные умения школьников закладываются и формируются еще в начальной школе, а в основной школе они продолжают развиваться и совершенствоваться. У старшеклассника они должны быть сформированы на достаточно высоком уровне для их успешного

самоопределения в учебной деятельности и решения познавательных задач, в том числе проблемного характера. Также старшеклассники (9-10 класс) должны обладать высоким уровнем самостоятельной работы по решению познавательных задач. Выполнение учебных исследований и проектов в рамках элективного курса могут помочь обучающимся в более глубоком усвоении учебного материала [38].

### **2.3. Формы и виды контроля по биологии**

Вышеперечисленные методики и технологии [7, 9, 10, 20] помогают работать с текстом, структурировать информацию для лучшего ее усвоения, вносят оригинальность в занятие путем внедрения предметно-языкового интегрированного обучения, а также учат решать проблемы и удовлетворять познавательный интерес путем создания учебных проектов и проведения исследований. Эта деятельность станет еще эффективнее, когда обучающийся повторит усвоенный материал и выполнит задания, в которых необходимо применить полученные знания. Это утверждение не является новым, но тем не менее, важность его невозможно переоценить.

Существует огромное множество форм и видов заданий по биологии, служащих как для закрепления пройденной темы [1, 11, 13], так и для контрольно-оценочной деятельности. Отсюда вытекает классификация форм контроля: периодический, тематический, итоговый и отсроченный.

Периодический контроль применяют для подведения итогов работы за определенный период времени. Этот вид контроля по биологии в основном используется в старших классах и проводится в виде семинарских занятий, собеседований, выполнения тестов и т.д. При этом, наряду с контролем знаний и умений, обучающихся следует проверять и степень овладения ими опытом эмоционально-ценностных отношений, а также творческой деятельности.

Тематический контроль проводится после изучения новой темы или раздела для того, чтобы систематизировать знания, умения, ценностные отношения и опыт творческой деятельности. Во время проверки учащимся необходимо выполнить задания и решить задачи, которые требуют не просто воспроизведения биологического материала, а также использования его в новых учебных и (или) реальных ситуациях.

Итоговый контроль служит для определения конечных результатов обучения биологии. Он охватывает всю систему знаний, умений, ценностных отношений и опыта творческой биологической деятельности с учетом требований учебных программ и ФГОС по предмету. Данная форма контроля будет рассмотрена нами менее подробно и контрольные задания по разрабатываемому элективному курсу войдут в него на минимальном уровне, так как содержание курса выходит за рамки привычной учебной программы. В нашем случае будет применен итоговый контроль творческой биологической деятельности по элективному курсу «Клуб эмбриологов».

Периодический, тематический и итоговый контроль в практике обучения биологии часто применяются в форме собеседования, контрольной работы, семинара, теста, зачета или экзамена.

Отсроченный контроль предполагает контроль остаточных знаний и умений, ценностных отношений к объектам живой природы и опыта творческой биологической деятельности в течение длительного времени после изучения раздела или целого курса. Его результаты позволят судить об эффективности форм и методов, а также содержания материала по рассматриваемому курсу. Чаще всего данный вид контроля осуществляется при проведении различных тестов.

Параллельно с формами и видами контроля биологической подготовки учащихся используются различные методы – способы, посредством которых определяется результативность учебно-познавательной деятельности обучающихся и педагогической деятельности учителя биологии [7]. В

практике обучения биологии используются методы устного, письменного, практического, автоматизированного контроля и самоконтроля.

Контроль за биологической подготовкой школьников осуществляется с обязательной оценкой, которая предполагает комментарий педагога с указанием положительных и отрицательных характеристик ответов обучающихся. Здесь идет речь о формирующем оценивании, при котором происходит адекватная оценка собственных действий с указанием причин того, что не получилось и подчеркиванием успешной деятельности [21, 22]. Педагог при этом обращает внимание на последовательность представления учебного материала, его глубину, аргументированность ответов и их объективность. Следовательно, оценка связана с анализом достигнутого учащимися уровня владения учебным материалом и его сравнения с эталонными представлениями. Условным отражением оценки является отметка, которая выражается в баллах. Существует пятибалльная, десятибалльная и т.д. шкалы оценивания [36].

Таким образом, представления о формах, видах и методах контроля знаний, умений, ценностных отношений и опыта творческой деятельности имеют важное значение в профессиональной деятельности учителя биологии. Они позволяют ему обнаруживать недостатки в системе биологического образования учащихся и принимать адекватные меры по их успешной ликвидации. Вместе с тем контроль дает возможность определять и фиксировать достижения, необходимые для успешного освоения образовательной программы на примере конкретно взятого курса учебной деятельности [52].

В заключение этой главы следует отметить, что, изучение в школе эмбриогенеза беспозвоночных в рамках элективного курса содержит сложности без грамотно подобранных учителем приемов и технологий обучения. Нами были рассмотрены и проанализированы такие педагогические технологии, как развитие критического мышления через

чтение и письмо (РКМЧП), предметно-языковое интегрированное обучение (CLIL), учебное проектирование. Также мы обратили внимание на формы и методы контроля в биологическом образовании, так как без контроля и оценки промежуточных результатов освоения программы невозможно добиться качественного усвоения материала элективного курса.

Вышеперечисленные технологии, а также отдельные приемы были использованы для создания системы заданий для элективного курса по эмбриогенезу беспозвоночных.

### **ГЛАВА 3. ЭЛЕКТИВНЫЙ КУРС «КЛУБ ЭМБРИОЛОГОВ»**

Широкий спектр методических приемов и технологий обучения, наложенных на фундаментальный теоретический материал по эмбриогенезу отдельных типов беспозвоночных животных не будет эффективным в «чистом», отдельном виде. Необходимо выстроить последовательность теоретического материала и практических заданий, которая удачно впишется в систему методических приемов и форм проведения занятий в рамках элективного курса. Для удобства работы нами создана рабочая тетрадь с комплексом вышеперечисленных заданий и методических приемов [1, 7, 9, 10, 11].

#### **3.1. Понятие элективного курса**

Одним из направлений модернизации современного образования является переход к профильному обучению в старшей школе [18, 24]. Необходимым условием для этого служит проведение курсов по выбору учащихся, т.е., рассмотренных ранее элективных курсов [53].

В нашей стране разработана нормативно-правовая база по элективным курсам, которая включает следующие документы:

- Элективные курсы в профильном обучении (Приложение к информационному письму Департамента общего и дошкольного образования) [30];
- Организация предпрофильной подготовки учащихся основной школы (Из приложения к письму МО РФ) [32];
- Рекомендации по организации профильного обучения на основе индивидуальных учебных планов, обучающихся (Приложение к письму Департамента общего и дошкольного образования) [31].

Элективные курсы представляют собой обязательные для посещения курсы, которые выбираются обучающимися и входят в состав профиля обучения в средней школе [54].

Элективные курсы имеют очень широкий спектр следующих функций и задач:

- обеспечивают повышенный уровень освоения одного из профильных учебных предметов или его раздела;
- служат для освоения смежных учебных предметов на междисциплинарной основе;
- обеспечивают более высокий уровень освоения одного или нескольких из базовых учебных предметов;
- служат для формирования умений решения практико-ориентированных задач;
- обеспечивают непрерывность профориентационной работы;
- служат для осознания личных возможностей и способов реализации выбранного жизненного пути;
- способствуют удовлетворению познавательных мотивов и интересов, решению жизненно важных проблем;
- способствуют приобретению обучающимися образовательных результатов для успешного продвижения на рынке труда [53].

Современному работодателю нужен специалист, который способен совершать ответственный выбор [38, 43]. Для решения данной задачи обучающемуся еще в школе следует иметь возможность выбирать и впоследствии нести ответственность за принятые им решения.

Ключевой идеей профильного обучения является существенный рост возможностей выбора – это значит, что ученик должен быть подготовлен к такому выбору. Важность данной подготовки определяет серьезное значение предпрофильного обучения в основной школе [24].

Курсы по выбору должны отвечать следующим требованиям:

- обучающийся должен иметь выбор (один из одного – это не выбор);
- наполнение курсов по выбору должно меняться (как минимум 2 раза в год).

Содержание курсов по выбору предпрофильной подготовки должно:

- знакомить учащихся со способами деятельности, необходимыми для успешного освоения программы того или иного профиля и профессии (например, работа с текстами, анализ источников, проведение эксперимента),
- включать материал, выходящий за рамки школьной программы (например, различного рода практикумы и т.д.).

Курсы по выбору делятся на два вида:

- предметно-ориентированные (пробные) (например, «Мир расчетных задач в Excel», «Физика вокруг нас» и т.д.). Факультативные занятия служат аналогами таких курсов. Как правило, подобные курсы являются долгосрочными (24-36 часов, 2-3 курса в год). Основной целью данных курсов является подготовка к сдаче экзамена в профильный класс старшей школы, углубление знаний по предмету, а основной задачей – реализация интереса к предмету. Основное содержание курсов должно включать систематизацию и углубление знаний по предмету [53].
- межпредметные (ориентационные) (например, «Эксперименты в физике, химии, биологии», «Работа с источниками информации и т.д.). Существующий аналог таких курсов – это кружок, реже студия. Такие курсы краткосрочны (от 12 часов, 4-5 курсов в год). Основной целью данных курсов является подготовка к выбору профиля обучения в старших классах. Задача межпредметных курсов – ориентировать в мире профессий на стыке различных предметов в рамках естественно-научного, социально-экономического, физико-математического профиля. Содержание данного курса должно выходить за рамки одного



предмета и решать проблемы, требующие синтеза знаний нескольких предметов.

Элективные курсы призваны обеспечить вариативность внутри школы, параллели, класса, то есть индивидуализацию и актуализацию обучения. Эти курсы служат механизмом осуществления этой идеи [53].

Данная организация обучения предполагает необходимость разделения класса на несколько подгрупп, наполняемость которых, согласно нормативным документам, не оговорена и, поэтому вариативна [18].

В рамках элективных курсов большое значение приобретает исследовательская и проектная деятельность школьников. Данная деятельность является высшей формой дифференциации обучения, которая требует специальной подготовки как обучающегося, так и педагога. В этом случае учитель выступает в роли руководителя и консультанта, а школьник или группа обучающихся самостоятельно выявляет проблему, выстраивает путь ее решения и осуществляет работу по исследованию или проекту. Тематика исследовательских и проектных работ определяется, исходя из личных предпочтений и познавательных потребностей школьника и учителя [27].

Заслуживает особого внимания вопрос оценки результатов работы обучающегося в рамках элективного курса. Традиционные отметки на занятиях по курсу не актуальны и не рекомендуется их выставять, а следует использовать качественные итоговые оценки успешности деятельности обучающихся. В качестве графических выражений оценок можно использовать аббревиатуры, графические объекты, знаково-символические объекты и др. [26].

Критерии каждой оценки должны быть заранее обсуждены вместе с школьниками, а также понятны им. Выработка единой системы оценок для всех элективных курсов в школе позволит объективно оценить успешность каждого ученика. При формировании профильных классов с помощью

системы оценок будет проще определить степень подготовленности обучающихся по итогам занятий на данных курсах [43].

Курсы по выбору достаточно широко использовались и продолжают применяться в зарубежном образовании. В советской школе первые попытки внедрения элективной дифференциации были предприняты в 1960-х гг. и широкого распространения не получили. Поэтому, в современной научно-методической литературе элективные курсы часто сопоставляют с факультативными, которые были организованы в большинстве школ страны с 1966 г. [25].

Подробнее остановимся на сравнении элективных и факультативных курсов. Сначала рассмотрим сходства:

- Сходство целей. Цель факультативных занятий – углубление знаний, развитие интересов, способностей и склонностей обучающихся, а также их профессиональное самоопределение. Цели элективных курсов аналогичны, но их направленность, в зависимости от предмета, вносит конкретику.
- Отсутствие государственных стандартов и государственного итогового контроля по результатам их изучения. Кроме того, большинство авторов элективных курсов не рекомендует использовать традиционную пятибалльную систему оценивания на занятиях.
- Содержание данных курсов может далеко выходить за рамки школьных учебных предметов и не должно их дублировать.
- Факультативные и элективные курсы выбираются учащимися на основе личных интересов и предпочтений.

Элективные и факультативные курсы характеризуются следующими чертами отличия:

- Факультативы – это не обязательные учебные занятия для обучающихся, а элективы – наоборот, являются обязательным образовательным компонентом для всех учеников и выбираются самими школьниками [53].

- Следующей отличительной чертой рассматриваемых курсов является их разная продолжительность. Факультативные курсы представлены программами, которые рассчитаны на весь учебный год (минимум – 34 ч). Элективный курс может иметь широкий диапазон продолжительности (от 6–8 до 72 ч), и рассчитан на несколько месяцев, одну четверть или полугодие. Элективные курсы могут быть и краткосрочными.
- Факультативы, как правило, вынесены за пределы основного расписания занятий и ставятся 7–8-ми уроками или в свободный от занятий день (суббота при пятидневной учебной неделе). Элективные курсы, наоборот, входят в сетку часов и проводятся наравне с другими уроками.

Обучающимся одного класса или одной параллели может быть предложен единственный факультатив по одному предмету. Но, так как элективные курсы выбирают все ученики и продолжительность курсов разная, их число должно быть значительно больше. В частности, в нормативных документах и научно-методической литературе указывается необходимость предоставления школьникам выбора избыточного количества разнообразных элективных курсов (минимум 2–3 курса в профильном обучении) [53].

Элективные курсы – это сфера бурного развития нового вариативного содержания школьного предметного образования. Это новое явление в современной российской школе, поэтому в их реализации выделяются некоторые нерешенные вопросы прикладного характера.

Может ли введение элективных курсов снять проблему профессиональной ориентации? Ведь несмотря на успешность ученика на элективных курсах, зачастую решение о выборе профиля обучения и будущей профессии принимается родителями обучающихся, а профильный класс может выбираться из-за желания оставаться с друзьями или с любимым педагогом.

Какое количество курсов необходимо посетить ученику для успешного освоения программы профильного обучения? Как учесть тот факт, что элективные курсы могут иметь разную продолжительность? Исходя из ситуации, общее количество часов элективных курсов, которое обязан посетить ученик на каждой ступени обучения, должно быть оговорено. В противном случае не исключена ситуация, при которой недобросовестный школьник будет выбирать необходимое число самых коротких курсов, которые не смогут обеспечить ему необходимую подготовку. А также по-прежнему остается открытым вопрос о выборе оптимальной продолжительности различных элективных курсов.

Как проводить занятия элективного курса, который выбрали 1–3 ученика? Нет специальных нормативных документов, которые бы ограничивали число учащихся на занятиях элективного курса. Но в условиях школы учебные часы будут отданы наиболее востребованным учащимися элективам. В этом случае нарушаются права ребенка на реализацию личного выбора, наиболее соответствующего его интересам.

Как выбрать или создать наиболее конкурентоспособный (среди множества других предметных курсов) элективный курс? Это один из главных вопросов [24].

Нередко при создании и выборе программ элективных курсов допускаются следующие ошибки:

- непонимание педагогами разницы между факультативами и элективными курсами;
- дублирование основного обязательного содержания предметных программ;
- низкий уровень научности программ;
- преобладание традиционных и академических форм преподавания материала;
- забывчивость педагогов о возможной роли самостоятельной деятельности обучающихся в процессе освоения содержания курса;

- несоответствие содержания учебного материала возрастным возможностям [43].

Таким образом, при планировании и подготовке программ элективов и факультативов педагогам следует максимально учитывать все вышеперечисленные особенности обоих курсов, а также знать и понимать разницу между ними и уметь творчески подойти к подготовке занятий.

Работу по созданию условий для самоопределения подростка в отношении собственной образовательной перспективы следует вести не только в 9 классе, а еще ранее – в 7-8 классах, так как психологи отмечают значительное снижение интереса к изучению учебных дисциплин у подростков [45], но в это время у них появляются потребности в новых видах самостоятельной познавательной деятельности. В этом могут помочь элементы исследовательской деятельности на уроках биологии, а также проведение исследований и постановка экспериментов во внеурочной работе, т.е. выходящих за рамки школьной программы. Поэтому введение в учебный план основной и средней школы элективных учебных курсов становится особенно актуальным.

Совершенствованию профильной подготовки может способствовать активное участие учителей-практиков с опорой на их опыт и творческую инициативу [53].

В нашей работе представлено содержание элективного курса для 9-10 классов, посвященного эмбриональному развитию беспозвоночных животных. Курс носит название «Клуб эмбриологов». Вводное занятие и элементы методического содержания остальных занятий прошли апробацию в средних общеобразовательных учреждениях.

## **3.2. Программа курса «Клуб эмбриологов»**

### **3.2.1. Пояснительная записка**

Курс «Клуб эмбриологов» рассчитан на 70 часов (68 ч. основных и 2 ч. запасных) и рекомендован для учащихся 9-10 классов, интересующихся естественнонаучными дисциплинами, в целях организации предпрофильной и профильной подготовки. На занятиях курса школьники познакомятся с особенностями эмбрионального развития животных, в частности беспозвоночных, получат возможность посетить музеи анатомии, а также наблюдать влажные препараты и микропрепараты по эмбриологии.

Программа курса направлена на развитие любознательности, расширение кругозора, формирование положительной мотивации для более глубокого изучения темы эмбрионального развития, которая служит основой для выделения систематических групп животных, а также является базисом для установления эволюционных связей в животном царстве. Также курс способен сыграть немаловажную роль в процессе профессионального самоопределения и выбора будущей специальности, связанной с естественнонаучным и медико-биологическим образованием.

Цели курса: развитие общекультурной компетентности учащихся, расширение и углубление знаний об эмбриогенезе беспозвоночных животных, развитие познавательной активности и самостоятельности, наблюдательности, творческих способностей обучающихся, формирование представлений о профессиях, связанных с биологией и медициной [34].

Задачи курса:

1. Углубление, расширение и систематизация знаний обучающихся об истории, методах эмбриологических исследований и процессах, предшествующих эмбриональному развитию животных, в частности беспозвоночных, и происходящих во время этого развития (общая эмбриология).

2. Знакомство с механизмами, особенностями и закономерностями эмбрионального развития отдельных типов беспозвоночных животных.
3. Проведение профориентационной работы, знакомство с работой ветеринара, зоотехника, лаборанта, ученого-экспериментатора, экскурсовода зоологического музея и др.
4. Формирование умений работать с научно-популярной литературой.
5. Совершенствование умений обращения с лабораторным оборудованием и приборами, музейными экспонатами и препаратами.
6. Развитие творческих способностей учащихся, целеустремленности, наблюдательности, воображения.

Программой предусмотрено проведение практических и лабораторных занятий, повышающих интерес школьников к предмету. Кроме того, обучающимся необходимо составить глоссарий по итогам изучения курса, т.к. он достаточно сложный и при изучении теоретического материала встречаются незнакомые школьникам термины и понятия. Старшеклассникам необходимо самостоятельно вести поиск определений и выписывать их в конце рабочей тетради (см. прил. 5) [21], что является элементом поисково-исследовательской деятельности учащихся.

Каждое занятие предлагается называть «бластомерами» в целях поддержания общей тематики и введения игрового момента в образовательный процесс. В конце предполагается проведение рефлексии под символическим названием «Бластула», согласно которой учащиеся пишут на небольших овалах из бумаги главные мысли, которые у них остались после занятия, а также выражают свои эмоции по поводу его проведения. В результате, все обучающиеся наклеивают заполненные бластомеры на изображение бластулы на доске. Таким образом, учащиеся и педагог видят психологический образ занятия, анализируют свой опыт и проводят его коррекцию в зависимости от результатов.

### 3.2.2. Содержание курса

Содержание элективного курса и система заданий логически выстроены так, что сначала изучение темы идет от общего к частному (по структуре дедуктивного метода).

#### Часть 1. Общая эмбриология (28 ч.)

1. Вводное занятие «Добро пожаловать в клуб юных эмбриологов!» (что такое эмбриология? Зачем нам ее изучать? Методы эмбриологических исследований.)
2. История эмбриологии. Соотношение индивидуального и исторического развития.
3. Практическое занятие (экскурсия в музей анатомии УрГАУ).
4. Образование половых клеток.
5. Оплодотворение яйца и дробление зиготы.
6. Повторение и контроль.
7. Особенности яиц и их классификация.
8. Классификации типов дробления яиц различных систематических групп беспозвоночных в зависимости от различных признаков.
9. Типы бластул.
10. Типы гаструляции.
11. Способы образования мезодермы и производные зародышевых пластов.
12. Лабораторное занятие (экскурсия в лаборатории УГМУ).
13. Теория зародышевых листков.
14. Повторение и контроль.

#### Часть 2. Эмбриогенез беспозвоночных (40 ч.)

15. Простейшие. Пластинчатые. Губки.
16. Кишечнополостные (гидроидные, сцифоидные, коралловые полипы). Гребневики.
17. Плоские черви (ресничные, ди-, моногенетические сосальщики, цестоды).



- 18.Немертины. Круглые черви (на примере аскариды).
- 19.Кольчатые (поли- и олигохеты, пиявки).
- 20.Практическое занятие (экскурсия в зоологический музей УрГПУ).
- 21.Повторение и контроль.
- 22.Моллюски (брюхоногие, двустворчатые, головоногие).
- 23.Трилобиты. Мечехвосты.
- 24.Паукообразные.
- 25.Ракообразные (технология предметно-языкового интегрированного обучения с применением статьи на английском языке «Эмбриональное развитие и морфометрия синего краба. Исследования Брэдли Г. Стивенса»).
- 26.Многоножки.
- 27.Насекомые.
- 28.Практическое занятие (виртуальная экскурсия в Кунсткамеру г. Санкт-Петербурга).
- 29.Повторение и контроль.
- 30.Щупальцевые (мшанки, плеченогие).
- 31.Иглокожие.
- 32.Повторение и контроль.
- 33.Итоговое занятие (создание интеллект-карты и итоговое тестирование).
- 34.Составление индивидуальных планов исследовательских работ на летние каникулы.

В течение курса предполагается исследовательская и проектная деятельность учащихся под руководством учителя биологии и преподавателей университетов.

### 3.2.3. Требования к результатам обучения

После изучения элективного курса «Клуб эмбриологов» обучающиеся получают возможность [34]:

- узнать основные процессы и понятия общей эмбриологии, понятие «эмбриогенез, или эмбриональное развитие», историю и методы эмбриологических исследований, соотношение индивидуального и исторического развития, механизмы процессов образования половых клеток, оплодотворения яйца и дробления зиготы, различные классификации и особенности яиц, классификации типов дробления яиц различных систематических групп беспозвоночных животных, типы бластул и гаструл, способы образования мезодермы и производные зародышевых пластов; основные процессы частной эмбриологии, а именно механизмы и особенности эмбрионального развития большинства систематических групп беспозвоночных животных (начиная с простейших и губок и заканчивая иглокожими).
- научиться наблюдать и описывать экспонаты музеев, препараты и микропрепараты, работать в лаборатории с микроскопами и гистологическим материалом; проблематизации и целеполагания исследования и проекта и учебному проектированию в рамках элективного курса; опыту самостоятельной познавательной и творческой деятельности.
- применять полученные знания и опыт по эмбриональному развитию животных в качестве одного из ориентиров для выбора будущей профессиональной деятельности в естественно-научном направлении.

#### Примерные темы рефератов и исследований

1. Метаморфоз беспозвоночных животных.
2. Отличительные особенности процессов образования половых клеток у простейших и многоклеточных животных.

3. Создание теории зародышевых листков.
4. Соотношение индивидуального и исторического развития.
5. Как эмбриональное развитие беспозвоночных животных влияет на систематику.

#### Литература

1. Белоусов Л.В. Основы общей эмбриологии: учебник. – М.: Изд-во Моск. ун-та: Наука, 2005. – 184 с.
2. Богданова Т.Л., Солодова Е.А. Биология: справочник для старшеклассников и поступающих в вузы – 3-е изд. – М.: АСТ-ПРЕСС ШКОЛА, 2008. – 816 с.
3. Вахрушев А.А., Бурский О.В., Раутиан А.С., Родионова Е.И. Биология. («Порядок в живой природе»). Учебник. 9 класс. – М.: Баласс. 2012. – 352 с.
4. Гилберт Скотт Ф. Биология развития. 7-е изд. СПб.: Политехника. 2010. – 310 с.
5. Голиченков В.А., Иванов Е.А., Никерясова Е.Н. Эмбриология: Учеб. для студ. университетов. – М.: Издательский центр «Академия», 2004. – 228 с.
6. Догель В.А. Зоология беспозвоночных: Учебник для ун-тов. Под ред. проф. Полянского Ю.И. – 7-е изд., перераб. и доп. – М.: Высш. школа, 1981 – 614 с.
7. Иванова-Казас О.М., Кричинская Е.Б. Курс сравнительной эмбриологии беспозвоночных животных. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1988. – 320 с.
8. Мамонтов С.Г., Захаров В.Б., Агафонова И.Б., Сонин Н.И. Биология. Общие закономерности. 9 класс. Издательство «Дрофа», 2012. – 280 с.
9. Практикум по эмбриологии (ред. проф. В.А. Голиченков, доц. М.Л. Семенова). М.: Academia. 2004. – 45 с.
10. Сухорукова Л.Н. Биология. Живые системы и экосистемы. 9 класс: учеб. для общеобразоват. учреждений / Л.Н. Сухорукова, В.С.

Кучменко; Рос. акад. наук, Рос. акад. образования, изд-во «Просвещение», - М.: Просвещение, 2010. – 143 с.

11.Токин Б.П. Общая эмбриология: Учеб. для биол. спец. ун-тов. – 4-е изд., перераб. и доп. – М.: Высш. шк., 1987. – 480 с.

12.Электронное приложение к учебнику биологии 9 класса авторского коллектива Сухорукова Л.Н., Кучменко В.С., издательства «Просвещение», 2013 г. [Электронный ресурс] – Режим доступа: <http://www.spheres.ru/biology/about/173/2241/>

В заключение данной главы хочется отметить, что курс «Клуб эмбриологов» является элективным, так как он имеет предметно-ориентированную направленность, а также соответствует целям и задачам элективов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Процессы, происходящие во время эмбриогенеза беспозвоночных животных достаточно сложны для понимания, но это не должно делать их недоступными для изучения старшеклассниками и студентами вузов. Для наглядности объемный материал по эмбриогенезу следует структурировать в виде системы заданий с применением различных методических приемов. Одним из таких служит представление информации в виде таблиц (см. прил. 2), которые включают типы яиц, процессов дробления, бластуляции, гастрюляции, образования мезодермы и производных зародышевых листков. Структурированная и упорядоченная информация удобна для изучения.

В результате обобщения теоретической информации об эмбриогенезе мы выяснили, что выделяют следующие типы развития животных: спиральный (у плоских и кольчатых червей, немертин, моллюсков) артроподный (у членистоногих) и радиальный (у иглокожих). Между типами развития существует эволюционная преемственность.

Все события, предшествующие эмбриональному развитию и происходящие непосредственно во время эмбриогенеза тесно взаимосвязаны, преемственны и представляют собой непрерывный процесс, характеризующийся особенностями, механизмами и закономерностями, характерными для отдельных типов беспозвоночных животных. Изучение эмбриогенеза беспозвоночных животных в совокупности составляет картину исторического развития, при этом наблюдается преемственность в развитии организмов, из которой складывается эволюция эмбриогенеза [17]. Данное утверждение дает повод полагать, что знание эмбриогенеза беспозвоночных позволит создать целостный образ происхождения животных, что важно для знания эволюции в целом.

Следует отметить, что изучение в школе эмбриогенеза беспозвоночных в рамках элективного курса невозможно без грамотно подобранных учителем приемов и технологий обучения. Нами были рассмотрены и

проанализированы следующие педагогические технологии: развитие критического мышления через чтение и письмо (РКМЧП) [15], помогающая быстро и лаконично структурировать информацию, выделяя только важную информацию и отодвигая менее значимую; предметно-языковое интегрированное обучение (CLIL) [29], которое вносит разнообразие в изучение конкретных тем и позволяет осуществлять практику языкового обучения в рамках биологии; учебное проектирование [27], позволяющее выработать у обучающихся навыки самостоятельной деятельности. Также мы обратили внимание на формы и методы контроля в биологическом образовании [52], так как без контроля и оценки промежуточных результатов освоения программы невозможно добиться качественного усвоения материала элективного курса.

Вышеперечисленные технологии, а также отдельные приемы в рамках данных технологий были использованы для создания системы заданий для элективного курса по эмбриогенезу беспозвоночных.

Элективные курсы являются основой для организации предпрофильного и профильного обучения и основываются на ряде нормативных документов Министерства Образования РФ [18, 19, 30, 31, 32, 38]. Элективные курсы имеют большой набор функций и решают следующие задачи:

- обеспечение повышенного уровня освоения одного из профильных предметов;
- освоение смежных учебных предметов на междисциплинарной основе;
- непрерывность профориентационной работы и др. [54].

Ключевой идеей профильного обучения служит рост возможностей выбора ученика, а также несения ответственности за сделанный выбор. Поэтому обучающемуся важно быть подготовленным к такому выбору. Важно отметить, что элективные курсы призваны обеспечивать вариативность, индивидуализацию и актуализацию обучения, поэтому служат механизмом осуществления этого.

Немаловажную роль в освоении элективного курса играет исследовательская и проектная деятельность обучающихся, позволяющая им научиться самостоятельно проектировать свой образовательный процесс.

Курс «Клуб эмбриологов» относится к элективным, так как он соответствует целям элективов, является обязательным, имеет широкий диапазон продолжительности, входит в сетку общего расписания и т.д. Кроме того, данный курс должен быть не единственным в школе, так как элективы призваны обеспечить возможность выбора обучающихся среди множества курсов.

Согласно программе нашего элективного курса, он предназначен для обучающихся 9-10 классов, рассчитан на 70 ч.

Следует отметить, что нами было апробировано два занятия в рамках элективного курса среди обучающихся 9 «в» класса МАОУ СОШ № 140 с углубленным изучением отдельных предметов (г. Екатеринбург). Занятия были проведены 11 марта 2017 г (см. прил. 1). В ходе анализа результатов апробации по качественным характеристикам были сделаны следующие выводы:

1. рефлексия «Бластула» показала, что методика проведения занятий и их содержание девятиклассники восприняли положительно;
2. был вызван интерес учащихся и видна вовлеченность в работу;
3. было высказано удивление новым понятиям, например, «преформизм» и «эпигенез».

Таким образом, разрабатываемый курс «Клуб эмбриологов» соответствует целям и функциям элективного курса [53], сопровождается структурированным теоретическим материалом в форме таблиц (см. прил. 2), включает различные приемы, являющиеся элементами нескольких педагогических технологий, организованные в виде системы заданий в рабочей тетради.

Мы будем продолжать дальше разрабатывать занятия по элективному курсу, а также проведем количественную оценку результатов тестирования

среди обучающихся, прошедших занятия по курсу «Клуб эмбриологов» и тех, кто не обучался по нему. По нашему мнению, данный курс может помочь сыграть определяющую роль при выборе будущей профессии.



## ЛИТЕРАТУРА

1. Артюхина А.И. Методика обучения биологии: учебно-методическое пособие для студентов. – Волгоград: Изд-во ВолгГМУ, 2014. – 117 с.
2. Белоусов Л.В. Основы общей эмбриологии: учебник. – М.: Изд-во Моск. ун-та: Наука, 2005. – 184 с.
3. Богданова Т.Л., Солодова Е.А. Биология: справочник для старшеклассников и поступающих в вузы. – 3-е изд. – М.: АСТ-ПРЕСС ШКОЛА, 2008. – 816 с.
4. Бэр К. М. История развития животных. Наблюдения и размышления. Т. 1. – М., 1950; т. 2. – М., 1953. – 705 с.
5. Вишнякова С.М. Профессиональное образование. Словарь. Ключевые понятия, термины, актуальная лексика. — М.: НМЦ СПО. 1999. – 306 с.
6. Волков Б.С. Психология урока, его подготовка, проведение и анализ. Учебное пособие. – М., Центр педагогического образования, 2008. – 96 с.
7. Гин А.А. Приемы педагогической техники: Свобода выбора. Открытость. Деятельность. Обратная связь. Идеальность: Пособие для учителя. 3-е изд., - М.: Вита-Пресс, 2001. – 72 с.
8. Голикова Т.В., Галкина Е.А., Пакулова В.М. Методика обучения биологии: учебное пособие к выполнению лабораторно-практических занятий. – Краснояр. гос. пед. ун-т им. В.П. Астафьева. Изд. 2-е, стереотип. – Красноярск, 2013. – 218 с.
9. Голикова Т.В., Иванова Н.В., Пакулова В.М. Теоретические вопросы методики обучения биологии: учебное пособие. – Краснояр. гос. пед. ун-т им. В.П. Астафьева. Изд. 2-е, стереотип. – Красноярск, 2013. – 259 с.

10. Голикова Т.В., Пакулова В.М. П 138 Современный урок биологии: учебное пособие. – Краснояр. гос. пед. ун-т им. В.П. Астафьева. Изд. 2-е, исп. и допол. – Красноярск, 2014. – 212 с.
11. Голикова Т.В. Обучение учащихся приемам логического мышления: учебное пособие – Краснояр. гос. пед. ун-т им. В.П. Астафьева. 2013. – 68 с.
12. Голиченков В.А., Иванов Е.А., Никерясова Е.Н. Эмбриология: Учеб. для студ. университетов. – М.: Издательский центр «Академия», 2004. – 228 с.
13. Гофенберг И.В. Оценочная деятельность учителя химии в условиях введения федерального государственного образовательного стандарта основного общего образования. Методические рекомендации. / ГАОУ ДПО СО «ИРО». Екатеринбург, 2014. – 45 с.
14. Догель В.А. Зоология беспозвоночных. М.: Высш. школа, 198. – 614 с.
15. Заир-Бек С. И. Развитие критического мышления на уроке: пособие для учителей общеобразоват. учреждений / С. И. Заир-Бек, И. В. Муштавинская. — 2-е изд., дораб. — М.: Просвещение, 2011. — 223 с.
16. Захваткин А.А. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных. — М.: Гос. Изд-во «Советская наука», 1949. – 200 с.
17. Иванова-Казас О.М., Кричинская Е.Б. Курс сравнительной эмбриологии беспозвоночных животных. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1988. – 320 с.
18. Концепция профильного обучения на старшей ступени общего образования. – М., 2002. – 22 с.
19. Концепция долгосрочного социально-экономического развития Российской Федерации на период до 2020 года. – Правительство Российской Федерации. Распоряжение от 17 ноября 2008 г. N 1662-р. – 7 с.
20. Кулюткин Ю.Н., Муштавинская И.В. Образовательные технологии и педагогическая деятельность. Спб.: Спб ГУПМ 2002. – 48 с.

21. МАОУ Гимназия № 47. «Современный урок». Методическое пособие. – Екатеринбург, Образовательные проекты, 2016. – 55 с.
22. Методика преподавания биологии: практическое пособие для студентов специальности 1-31 01 01-02 «Биология (научно-педагогическая деятельность)» / Составители: И. И. Концевая, Ю. М. Бачура, А. М. Будов, А. А. Горносталев, Н. М. Дайнеко, С. В. Жадько. Министерство образования РБ, Гомельский гос. университет им. Ф. Скорины. – Гомель: ГГУ им. Ф. Скорины, 2011. – 156 с.
23. Мечников И. И. Избранные биологические произведения. – М., 1950, 603 с.
24. Мухин М.И., Мошнина Р.Ш., Фоменко И.А. Профильное обучение как стратегическое направление модернизации образования. Профильное обучение. Вопросы теории и практики. М, Педагогическая академия, 2005 г. – 237 с.
25. Осмоловская И.М. Элективная дифференциация. Организация дифференцированного обучения в современной общеобразовательной школе / Воронеж, 1998 г. – 78 с.
26. Пахомова Н.Ю. Оценивание успешности учащихся в проектной деятельности. Методическое пособие и электронный дневник наблюдений на CD-диске / Н.Ю. Пахомова, Н.В. Дмитриева, Е.В. Кузьмина / Под ред. Н.Ю. Пахомовой – г. Дзержинский: ДМУП, «Информационный центр», 2014. – 40 с.
27. Пахомова Н.Ю., Дмитриева Н.В., Денисова И.В., Суволкина И.В., Пухова Л.В., Катасова С.В. Учебное проектирование: Методическое пособие и CD-диск с Базой данных учебных проектов. / 3-е изд., исп. и доп. – г. Дзержинский: ДМУП, «Информационный центр», 2012. – 52 с.
28. Пономарева И.Н. Биология: 9 класс: учебник для учащихся общеобразовательных учреждений / И.Н. Пономарева, О.А. Корнилова, Н.М. Чернова: под ред. проф. И.Н. Пономаревой. – 5-е изд., испр. – М.: Вентана-Граф, 2013. – 240 с.

29. Предметно-языковое интегрированное обучение (методические разработки) / Муниципальное автономное общеобразовательное учреждение – Гимназия № 47; Екатеринбург, 2016. – 71 с.
30. Приложение к информационному письму Департамента общего и дошкольного образования. – 3 с.
31. Приложение к письму Департамента общего и дошкольного образования. – 4 с.
32. Приложение к письму МО РФ о предпрофильном обучении. – 7 с.
33. Профессиональное образование. Словарь. Ключевые понятия, термины, актуальная лексика. — М.: НМЦ СПО. С.М. Вишнякова. 1999. – 809 с
34. Программы элективных курсов. Химия. 10-11 классы. Профильное обучение / авт.-сост. Г.А. Шипарева. – 3-е изд., стереотип. – М.: Дрофа, 2007. – 79 с.
35. Рувинский А.О., Высоцкая Л.В., Глаголев С.М. и др. Общая биология: Учеб. для 10-11 кл. шк. с углубл. изуч. Биологии. – М.: Просвещение, 1993. – 544 с.
36. Садкина В.И. 101 педагогическая идея. Как создать урок / Изд. 2-е. – Ростов н/Д: Феникс, 2015. – 87 с.
37. Симонов В.П., Черненко Е.Г. Десятибалльные шкалы оценки степени обученности по предметам. – М.: «Граф-Пресс», 2002. – 70 с.
38. Стратегия модернизации общего образования: Материалы для разработчиков документов по модернизации образования. – М.: ООО «Мир книги», 2001. – 104 с.
39. Токин Б.П. Общая эмбриология: Учеб. для биол. спец. ун-тов. – 4-е изд., перераб. и доп. – М.: Высш. шк., 1987. – 480 с.
40. Федеральный государственный образовательный стандарт основного общего образования (ФГОС ООО), утвержден приказом Министерства образования и науки Российской Федерации от «17» декабря 2010 г. № 1897 с изменениями от 31.12.2015 № 1577. – 47 с.

41. Шарова И.Х. Зоология беспозвоночных: Учеб. для студ. высш. учеб. заведений. – М.: Гуманит. Изд. Центр ВЛАДОС, 1999. – 529 с.
42. Шмидт Г.А. Эмбриология животных. Ч. I. Общая эмбриология; ч. II. Частная эмбриология. М., 1951, 1953. – 234 с., 408 с.
43. Баранников А. В. Элективные курсы в профильном обучении. // «Первое сентября», 2004 г., 10 февраля, № 102, с. 1-2.
44. Жинкин Л.Н. Особенности дробления яйцеклеток у низших беспозвоночных. // Природа. 1951. №2, с. 70-72.
45. Лернер П.С. Роль элективных курсов в профильном обучении. // Профильная школа, 2004, №3, с. 12-17.
46. Ситаров В.А. Проблемное обучение как одно из направлений современных технологий обучения / В.А. Ситаров // Знание. Понимание. Умение. – 2009. - №1. – с. 149-150.
47. Методы эмбриологических исследований [Электронный ресурс] – Режим доступа: <http://uchilok.net/biologia/9-metody-embriologii.html>
48. Группа экспериментальных методов [Электронный ресурс] – Режим доступа: <http://ambrion.myl.ru/index/0-5>
49. Определение понятия «метод обучения» [Электронный ресурс] – Режим доступа: [http://pedagogicheskaya.academic.ru/1592/%D0%9C%D0%95%D0%A2%D0%9E%D0%94\\_%D0%9E%D0%91%D0%A3%D0%A7%D0%95%D0%9D%D0%98%D0%AF](http://pedagogicheskaya.academic.ru/1592/%D0%9C%D0%95%D0%A2%D0%9E%D0%94_%D0%9E%D0%91%D0%A3%D0%A7%D0%95%D0%9D%D0%98%D0%AF)
50. Определение понятия «педагогическая технология» [Электронный ресурс] – Режим доступа: <http://student39.ru/lector/pedagogika/>
51. Определение понятия «педагогическая технология» [Электронный ресурс] – Режим доступа: <http://pedagogicheskaya.academic.ru/1830>
52. Формы и виды контроля по биологии [Электронный ресурс] – Режим доступа: <http://oso.rcsz.ru/inf/formividii3.htm>

53. Элективные курсы в профильном обучении [Электронный ресурс] – Режим доступа: <https://drofaventana.ru/upload/iblock/a4a/a4adef62b7a0869a784848dd3a9d1c55.pdf>
54. Элективный курс [Электронный ресурс] – Режим доступа: <http://festival.1september.ru/articles/58055>



## Справка

**об апробации вводного занятия по элективному курсу для 9-10 классов  
«Клуб эмбриологов»**

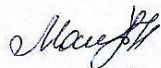
Настоящая справка подтверждает, что Исаковой Евгенией Сергеевной, студентом 4 курса географо-биологического факультета Уральского государственного педагогического университета было разработано и проведено «11» марта 2017 г. вводное занятие по элективному курсу «Клуб эмбриологов» для учащихся 9 «г» класса МАОУ СОШ № 140 с углубленным изучением отдельных предметов.

Аннотация: вводное занятие по курсу носит название «Добро пожаловать в клуб юных эмбриологов!» и содержит в себе комплекс методических приемов, позволяющих найти ответы на вопросы «Что такое эмбриология?» и «Зачем ее изучать?», а также информацию о том, какие ученые занимались изучением развития зародышей и какой вклад они внесли в развитие науки эмбриологии. Элективный курс «Клуб эмбриологов» является частью выпускной квалифицированной работы студента.

Занятие состояло из следующих этапов: 1) организационного; 2) мотивационно-целевого, во время которого обучающиеся отгадывали ребус с зашифрованным словом «эмбриология», «набрасывали» ассоциации в специальном рабочем листе – фрагменте рабочей тетради по курсу, смотрели короткое видео о начальных событиях во время эмбрионального развития, вспоминали понятие «онтогенез» и заполняли пропуски в схеме периодов онтогенеза, а также формулировали определение понятия «эмбриональное развитие»; 3) основного, задачей которого послужило заполнение таблицы по этапам развития эмбриологии в группах; 4) рефлексии «Бластула», в течение которого обучающимся необходимо было записать на бластомере-кружочке то, что больше всего запомнилось занятии и наклеить его на изображение бластулы на доске. Судя по отзывам девятиклассников, занятие прошло успешно, школьникам понравилось заполнять рабочий лист и работать с таблицей по истории эмбриологии.

Следует отметить, что Евгения Сергеевна ответственно подошла к подготовке и проведению занятия, показала хорошую методическую и теоретическую подготовку, а также проявила такие профессионально-личностные качества, как уверенность, артистизм и коммуникабельность и умение владеть классом.

Учитель биологии 1 кв. кат.



Мануйлова Н.В.

Зам. директора по УВР

Холкина А.В.

Директор МАОУ СОШ № 140  
с углубленным изучением отдельных



Журавлева А.В.

Дата «28» апреля 2017 г.

## Таблицы по общей эмбриологии

Таблица 1

## Типы питания яйцеклеток у разных групп животных

| Тип питания<br>яйцеклетки | Для каких животных<br>характерен   | Механизм питания   |
|---------------------------|--|--|
| Фагоцитарный              | Губки,<br>кишечнополостные   | У губок ооцит, перемещаясь по межклеточному пространству, способен фагоцитировать соматические клетки организма. У гидры ооцит поглощает окружающие его интерстициальные клетки, синтезирующие желток. Основной биохимический процесс в цитоплазме ооцита – синтез гидролитических ферментов для переваривания фагоцитированного материала, который откладывается в лизосомах (фаголизосомах). Настоящих желточных гранул не образуется.   |
| Солитарный                | Колониальные<br>гидроидные полипы,<br><br>некоторые черви,<br>бескрылые насекомые,<br>иглокожие, ланцетник | Растущий ооцит получает все необходимые для макромолекулярных синтезов ингредиенты в низкомолекулярной форме из целомической жидкости и из половой железы. Желточные белки синтезируются в эндоплазматическом ретикулуме, а формирование желточных гранул происходит в аппарате Гольджи. Там желточные белки соединяются с углеводами, а отделяющиеся от концевых цистерн мелкие мембранные пузырьки с углеводно-белковым комплексом соединяются друг с другом, образуя желточные гранулы. |
| Нутриментарный            | Черви, членистоногие   | Ооцит окружен питающими клетками – трофоцитами, связанными с ним цитоплазматическими мостиками. Трофоциты синтезируют рРНК. Основная часть желточных белков синтезируется в соматических клетках (т.е. желток по происхождению экзогенный) и поступает в ооцит посредством пиноцитоза.   |



|               |                                       |  |
|---------------|---------------------------------------|--|
| Фолликулярный | Многие<br>беспозвоночные,<br>хордовые | Ооцит окружен одним или несколькими слоями фолликулярного эпителия, который образуется из соматических клеток гонады. Такой ооцит называется фолликулом. Фолликулярный эпителий отделен от ооцита узкой щелью – периооцитным пространством. Фолликулярный эпителий играет роль избирательно проницаемого барьера для белков, поступающих из кровеносных сосудов в периооцитное пространство. Белки проходят через щели между клетками фолликулярного эпителия. |
|---------------|---------------------------------------|--|

Таблица 2

### Оболочки яиц у разных групп животных

| Название оболочек        | Для каких животных<br>характерны   | Особенности  |
|--------------------------|--|--|
| Первичные<br>(желточные) | Почти все животные (кроме<br>губок и большинства<br>стрекающих), позвоночные | Относятся к производным плазматической мембраны яйцеклетки. У позвоночных оболочки пронизаны выростами яйцеклетки и фолликулярных клеток, поэтому их поверхность выглядит радиально исчерченной. |
| Вторичные (хорион)       | Хорошо выражены у<br>насекомых   | Образуются в яичниках, являются продуктом выделения фолликулярных клеток, имеют одно или несколько узких отверстий (микропиле), через которые сперматозоид проникает в яйцо.                     |
| Третичные                | Позвоночные  | Выделяются железами яйцевода.  |

**Классификация яиц в зависимости от количества желтка и его распределения в цитоплазме**

| Названия яиц                        | Особенности  | Для каких животных характерны                                      |
|-------------------------------------|--|--|
| Алецитальные                        | Яйца почти без желтка или с очень незначительным количеством его   | Плоские черви, млекопитающие                                       |
| Гомолецитальные<br>(изолецитальные) | Желток относительно равномерно распределен в цитоплазме. Ядро расположено в центре. Могут иметь очень большое количество желтка.   | Гидра, круглые черви, немертина, моллюски,<br>иглокожие, ланцетник |
| Телолецитальные                     | Желток резко неравномерно распределен в цитоплазме. Большая часть желтка расположена в вегетативном полушарии, где желточные зерна и пластинки лежат более плотно. В анимальном его практически нет.     | Головоногие моллюски, амфибии, птицы                               |
| Центролецитальные                   | Имеют большое количество равномерно расположенного желтка, но у поверхности яйца имеется тонкий слой цитоплазмы, почти лишенной желтка. Ядро расположено ближе к центру яйца и окружено слоем цитоплазмы | Членистоногие (ракообразные, паукообразные,<br>насекомые)          |

**Классификация дробления в зависимости от глубины проникновения борозд дробления**

| Тип дробления                   | Особенности  | Для яиц каких животных характерно   |
|---------------------------------|--|---|
| Полное<br>(голобластическое)    | Вся яйцевая клетка дробится на меньшие клетки. Борозды дробления проникают до самых глубоких частей яйца и распространяются по всей его поверхности.   | <i>Изолецитальные</i> (губки, кишечноротовые, немуртины), <i>алецитальные</i> (плоские черви), <i>телолецитальные</i> (круглые черви, моллюски, ракообразные) |
| Частичное<br>(меробластическое) | Борозды дробления не проникают глубоко внутрь яйца, большая его часть оказывается вне сегментации.   | <i>Центролецитальные</i> (насекомые и др. членистоногие)  |
| 1) поверхностное                | Ядро делится на два, четыре и т. д. После нескольких делений ядра с небольшими количествами цитоплазмы передвигаются от центра к поверхности яйца. Цитоплазма ядер смешивается с поверхностной цитоплазмой яйца. Мигрирующие ядра располагаются рядом друг с другом, образуя синцитиальный слой. Далее происходит обособление вокруг ядер клеточных территорий (сегментация периферийного слоя). В результате периферийная часть яйца превращается в эпителиеподобный слой клеток – бластодерму. Последняя целиком обособляется от желтка, приобретая клеточную структуру. |   |
| 2) дискоидальное                | При наличии большого количества желтка, дробление совершается в районе анимального полюса, где расположено ядро, там образуется колпачок   | <i>Телолецитальные</i> (головноногие моллюски),   |

|  |  |  |
|--|--|--|
|  | мелких клеток. На вегетативную часть яйца дробление не распространяется. | <i>яйца позвоночных</i> (акул, скатов, костистых рыб, пресмыкающихся и птиц) |
|--|--|--|

Таблица 5

### Классификация дробления в зависимости от величины образующихся бластомеров

| Тип дробления | Особенности  | Для каких яиц характерно                                     |
|---------------|--|--|
| Равномерное   | Бластомеры кажутся почти одинаковыми по размерам. Настоящего равномерного дробления не существует, т.к. первые два бластомера отличаются друг от друга по размерам, структуре и биохимическим свойствам. | Изолецитальные (ланцетник)                                   |
| Неравномерное | Бластомеры отличаются друг от друга. Этот тип более распространен.   | Телolecитальные (яйца лягушки, начиная с третьего дробления) |

Таблица 6

### Классификация дробления, основанная на одновременности/неодновременности дробления бластомеров

| Тип дробления | Особенности   | Для яиц каких животных характерно  |
|---------------|---|--|
| Синхронное    | Последовательные дробления бластомеров наступают одновременно | У морских ежей до 32-х бластомерной стадии, у амфибий на ранних этапах дробления |
| Несинхронное  | Бластомеры дробятся неодновременно.                           | Низшие многоклеточные животные, некоторые черви и млекопитающие                  |

**Классификация дробления, основанная на взаимном пространственном расположении бластомеров**

| Тип дробления | Особенности   | Для яиц каких животных характерно                             |
|---------------|---|---|
| Радиальное    | Первое дробление проходит в меридиональной плоскости яйца. Второе дробление также меридиональное, проходит через главную ось яйца под прямым углом к плоскости первого дробления. Третье дробление происходит в плоскости, параллельной экватору. Оно лежит под прямым углом к плоскостям первых двух дроблений и к главной оси яйца. В результате всех дроблений четыре бластомера анимального полушария оказываются лежащими под четырьмя бластомерами вегетативного полушария. Создается картина радиальной симметрии.   | Иглокожие, хордовые   |
| Спиральное    | Бластомеры, входящие в состав горизонтальных рядов, располагаются не один над другим. Бластомеры верхнего ряда вклиниваются между бластомерами нижнего ряда. После третьего дробления веретена дроблений направлены косо. Борозды дробления проходят под углом 45° к меридиану и экватору. Следующие борозды проходят под прямым углом к предыдущим и под углом 45° к экватору. В результате получается спиральная линия. После первых двух дроблений образуются четыре бластомера – основной квартет (А, В, С, D). Если бластомеры одного квартета имеют примерно одинаковые размеры, то образующиеся при последующих дроблениях более мелкие клетки в анимальной области будут иметь также одинаковую величину. Такое дробление называется гомоквадратным. При <b>гетероквадратном</b> дроблении клетки основного квартета не | Некоторые планарии<br>кольчатые черви,<br>немертины, моллюски |

|   |  |  |
|---|--|--|
|   | <p>одинаковы по величине и их производные также отличаются.</p> <p>Спиральное дробление называется <b>дексиотропным</b>, когда смещение мелких бластомеров (микромеров), если смотреть на дробящееся яйцо с анимального полюса, осуществляется по часовой стрелке, и – <b>леотропным</b>, когда микромеры смещаются против часовой стрелки.</p> <p>Первые четыре микромера – первый квартет микромеров (1a, 1b, 1c, 1d). Основной квартет после выделения первого квартета микромеров называют первым квартетом макромеров (1A, 1B, 1C, 1D). При образовании квартетов микромеров происходит чередование дексиотропных и леотропных дроблений. После четвертого дробления образуется 16 бластомеров: бластомер первого квартета микромеров 1a дробится на бластомеры 1a<sup>1</sup> и 1a<sup>2</sup>, а бластомер основного квартета 1A дробится на бластомер 2a и 2A. Бластомеры 2a, 2b, 2c и 2d составляют второй квартет микромеров, а бластомеры 2A, 2B, 2C и 2D образуют квартет макромеров. Возникшие в результате следующего чередования дроблений 32 и 64 бластомера обозначаются по тому же принципу. В ходе спирального дробления выделяется 4 квартета микромеров. К концу дробления на анимальном полюсе образуется большое количество клеток – производных первого квартета микромеров.</p> |  |
| Билатеральное                                 | На ранних этапах дробления наблюдается билатеральная симметрия в расположении бластомеров: каждый бластомер правой половины эмбриона соответствует подобному бластомеру левой половины.  | Нематоды, коловратки, асцидии и др.              |
| Двусимметричное                               | На стадии четырех бластомеров определяются обе плоскости симметрии будущего организма – продольная и поперечная.   | Книдарии (стрекающие)                            |
| Анархическое<br>(беспорядочное или хаотичное) | Вначале «анархии» нет: первая борозда дробления меридиональная, врезающаяся, появляется на анимальном полюсе. Вторая борозда тоже меридиональная, появляется на внутренней стороне бластомеров и распространяется центробежно. После третьего дробления порядок взаимного  | Некоторые медузы (Oceania armata), плоские черви |

|               |   |  |
|---------------|---|--|
|               | расположения бластомеров может варьировать. Чем дальше идет дробление, тем больше появляется «беспорядочный характер».  |  |
| Регуляционное | Яйца мало отличаются от соматических клеток: не имеют обычных яйцевых оболочек, нормальное соотношение ядра и цитоплазмы, нормальный метаболизм). У этих малоинтегрированных организмов и их зародышей выработался особый характер дробления как адаптация к меняющимся внешним условиям, выработалась возможность перехода к соматическому эмбриогенезу. | У многих водных низших многоклеточных организмов |

Таблица 8

### Типы бластул

| Тип бластулы                          | Ее характеристика  | Для каких животных характерна  |
|---------------------------------------|--|--|
| Морула (от лат morum – тутовая ягода) | Плотный, без полости шар взаимосвязанных бластомеров, напоминающих тутовую ягоду или ягоду ежевики. Типичная морула образуется в результате беспорядочного дробления и представляет собой плотную массу неправильно расположенных клеток.  | Некоторые гидроидные полипы (например, Clava)  |
| Типичная бластула (целобластула)      | Образуется в результате полного дробления. Имеет вид пузырька. Состоит из одного слоя клеток – бластодермы, ограничивающей бластоцель. В ее развитии различают раннюю (бластомерную) и позднюю (эпителиальную) стадии. Ранняя бластула состоит из небольшого количества округлых клеток. Затем количество клеток увеличивается, они теснее прижимаются друг к другу и образуют нечто вроде кубического эпителия. | Книдарии, низшие ракообразные, иглокожие, оболочники, бесчерепные, круглоротые, осетровые рыбы и большинство земноводных |
| Стерробластула                        | Состоит из одного ряда крупных бластомеров, которые глубоко заходят в полость бластулы. Бластоцель выражен слабо и клетки бластодермы находятся в центре.  | Некоторые членистоногие  |

|               |  |   |
|---------------|--|---|
| Плакула       | Цело- или стерробластула, сплюснутая в форме двухслойной пластинки. Образуется, когда бластомеры при дроблении располагаются в двух параллельных плоскостях.   | Наземные олигохеты  |
| Перибластула  | Образуется в результате поверхностного дробления. Бластодерма состоит из одного слоя клеток, которые окружают желток. Желток занимает место бластоцеля.  | Некоторые насекомые   |
| Дискобластула | Формируется в результате дискоидального дробления, клетки образуют анимальный колпачок – бластодиск. Бластоцель в виде узкой сплюснутой щели под зародышевым диском.   | Скорпионы, головоногие моллюски, костистые рыбы, пресмыкающиеся и птицы |
| Амфибластула  | Представляет собой целобластулу с резко отличающимися бластомерами вегетативного и анимального полушарий. Бластодерма анимальной части тоньше, чем вегетативной. Бластодерма состоит из нескольких рядов клеток. Бластоцель смещена к анимальному полюсу. На 8-м дроблении яйца губки <i>Sycon garhanus</i> передняя половина бластулы состоит из ресничных клеток, задняя – из крупных зернистых клеток. Выйдя из тела матери, бластула плавает при помощи ресничек, прикрепляется к субстрату и развивается в новую губку. | Губки, круглоротые и земноводные  |

Таблица 9

### Типы гаструляции

| Тип гаструляции | Механизмы гаструляции  | Для каких животных характерен                                 |
|-----------------|--|---|
| Инвагинация     | Впячивание вегетативной стенки бластодермы внутрь бластоцеля. В результате образуется двухслойный мешок, наружной стенкой которого является первичная эктодерма, а внутренней – первичная энтодерма. Впячивание образует архентерон (первичный кишечник), сообщающийся | Некоторые кишечнополостные, иглокожие, ланцетник, позвоночные |



|                          |   |   |
|--------------------------|---|---|
|                          | с внешней средой первичным ртом или бластопором. Полость первичного кишечника называется гастральной полостью, или гастроцелем.   |   |
| Иммиграция               | Развивается в результате активного выселения части клеток стенки бластулы внутрь бластоцеля.  | Животные с различными типами бластулы (цело-, пери-, дискобластула)   |
| а) униполярная           | Выселение клеток происходит с вегетативного полюса. Эти клетки образуют внутренний слой гастролы (энтодерму), зародыш становится двухслойным.   | Гидроидный полип <i>Glytia</i> , гидромедузы <i>Aequorea</i> , медузы |
| б) мультиполярная        | Редкое явление. Клетки бластодермы проникают в бластоцель по всей поверхности зародыша. Может начинаться на стадии 16 бластомеров. При массовом активном выселении клеток бластодермы бластоцель полностью исчезает, т.к. заполняется плотной массой клеток. Бластопор отсутствует. | <i>Octorchis gegenbauri</i><br>Зародыш медузы <i>Solmundella</i>      |
| Деляминация (расслоение) | Все клетки целобластулы более или менее синхронно делятся в тангентальном направлении (параллельно поверхности бластулы). В результате возникает два слоя – экто- и энтодерма. Бластопор не выражен.  | Некоторые кишечнополостные, головоногие моллюски                      |
| а) клеточная (первичная) | Сначала однородные клетки дифференцируются на экто- и энтодерму. Бластопор не выражен.  |   |
| б) морульная (вторичная) | Отсутствует гастроцель. Энтодерма образуется частично за счет тангентальных делений клеток и частично за счет их выселения в бластоцель.  | Коралловые полипы   |
| в) Смешанная             |   |   |

|                                 |  |  |
|---------------------------------|--|--|
|                                 |  | Примитивные<br>кишечнополостные  |
| Плотное (полярное)<br>врастание | Промежуточная форма между униполярной иммиграцией и инвагинацией. Представляет собой погружение в бластоцель плотной клеточной массы, а не отдельных клеток.   | Ракообразные (Cyclops)   |
| Эпиболия (обрастание)           | Быстро делящиеся, мелкие, поверхностные клетки – микромеры обрастают макромеры – значительного размера, медленно делящиеся, неподвижные, с большим количеством желтка бластомеры. У образующихся зародышей отсутствует бластопор и архентерон. Впоследствии при делении макромеров формируется зачаток первичного кишечника. | Животные с<br>телолецитальными<br>яйцами, например<br>эхиуриды (Bonelia),<br>ракообразные (Cirripedia) |

Таблица 10

### Способы образования мезодермы

| Название способа | Механизм   | Для кого характерен   |
|------------------|--|---|
| Телобластический | В конце дробления на границе между эктодермой и энтодермой, по бокам бластопора, обособляются две симметричные клетки – мезодермальные телобласты. Во время гаструляции эти клетки погружаются внутрь и путем неравномерных делений отделяют вперед два ряда более мелких клеток – мезодермальные полосы, а сами остаются на конце полосок. Мезодермальные полосы вклиниваются между экто- и энтодермой. | Кольчатые черви,<br>Моллюски,<br>Членистоногие<br>(Первичноротые) |
| Энтероцельный    | Совокупность клеток формирующейся мезодермы появляется в виде карманообразных выступов первичного кишечника, которые отшнуровываются в форме целомических мешков. Зачаток мезодермы может быть парным или непарным.  | Иглокожие, Хордовые<br>(Вторичноротые)                            |

### Производные зародышевых пластов

| Название зародышевого пласта  | Что из него формируется  |
|---|--|
| Эктодерма –<br><br>наружный зародышевый пласт   | Покровы тела: наружный эпителий, кожные железы, поверхностный слой зубов, роговых чешуй. Часть первичной эктодермы погружается внутрь, под наружный эпителий и дает начало нервной системе. У многих животных эктодерма на переднем и заднем концах тела впячивается по направлению к соответствующим концам средней кишки. Эти впячивания прорываются внутрь средней кишки и формируют переднюю и заднюю кишки. Эпителий дыхательной системы развивается из переднего отдела кишечника.   |
| Энтодерма –<br><br>внутренний зародышевый пласт   | Дифференцируясь, дает начало эпителию средней кишки и ее пищеварительным железам (печень, поджелудочная железа); образует зачатки органов дыхательной системы.   |
| Мезодерма –<br><br>средний зародышевый пласт,<br>является производным энтодермы,<br>представляет собой совокупность<br>клеток, образующих компактный<br>эпителиеподобный слой | Образует все мышечные ткани, все виды соединительной, хрящевой и костной тканей, каналы выделительных органов, перитонеум полости тела, кровеносную систему, часть тканей яичников и семенников. Важное образование – целом, вторичная полость тела, представленная сначала виде полых целомических мешков. Они формируются симметрично по бокам кишечника. Стенка каждого целомического мешка, обращенная в сторону кишечника, называется спланхноплеврой. Стенка, обращенная в сторону эктодермы зародыша, называется соматоплеврой. |
| Мезенхима – часть мезодермы,<br>представляет собой рыхлый комплекс<br>разрозненных амебоподобных клеток   | Играет большую роль в формировании личинки и дефинитивных (окончательных) органов.   |

## Теоретический материал для проведения занятий по элективному курсу «Клуб эмбриологов»

### 1. Простейшие (Protozoa)

Под онтогенезом простейших следует понимать отрезок времени, длящийся от момента деления старой особи на два новых организма до наступления следующего деления. Простейшее растет и претерпевает морфологические и физиологические изменения. Деление, являющееся основной формой размножения простейших, представлено несколькими вариантами:

I. Монотомия – это простое деление надвое [17]. А.А. Захваткин в онтогенезе простейших при монотомическом делении различает 4 периода: 1) деления, 2) дифференциации (восстановление утраченных в процессе деления структур), 3) питания и роста, во время которого объем тела удваивается, и 4) подготовки к новому делению. Монотомия может протекать в форме неравномерного деления (почкования). Например, у сосущих инфузорий (Suctoria), ведущих прикрепленный образ жизни [16]

II. Палинтомия – повторное деление.

III. Синтомия, или шизогония, - множественное деление. В результате многократного деления ядра образуется многоядерный плазмодий, который затем делится на несколько клеток. Наблюдается у паразитических жгутиконосцев, амёб и споровиков. Вышеперечисленные варианты деления являются примерами бесполого размножения (агамогонии). У простейших наблюдается также половой процесс в форме копуляции и конъюгации (свойственна инфузориям). Появление полового процесса вызвало чередование в жизненном цикле гаплоидных и диплоидных фаз [17].

Более сложно протекает развитие у колониальных простейших. Колонии образуются вследствие того, что особи при делении сохраняют связь друг с другом. Например, в колонии *Volvox globator* одновременно присутствуют репродуктивные элементы трех типов (бесполое гонидии, андрогонидии и макрогаметы). Процесс формирования колонии имеет черты сходства с ранними стадиями развития многоклеточных животных. В начале развития колонии макрогамета претерпевает гипертрофический рост. Затем происходит слияние микро- и макрогаметы с образованием зиготы. Колония развивается из бесполой гонидии путем ее многократного палинтомического деления. Клетки делятся, начиная с переднего (жгутикового) конца. Это ряд синхронных продольных делений, чередующихся в двух взаимно перпендикулярных плоскостях. Процесс протекает под оболочкой гонидии. После нескольких делений образуется однослойная клеточная пластинка – палинтомическая табличка. Своеобразие палинтомического деления клеток у вольвокса состоит в том, что их митотические веретена располагаются наклонно (сходство со спиральным дроблением яиц у многоклеточных). Деления завершаются образованием полого шара с узким фиалопором – стомобластулы. Затем фиалопор растягивается и происходит экскурвация (выворачивание), в результате которой передние концы клеток обращены наружу.

Процесс осуществляется благодаря изменению формы клеток и завершается за 40-45 мин. Полус, на котором оказывается фиалопор после экскурвации, становится задним полюсом колонии. Фиалопор замыкается [17].

## **2. Пластинчатые животные (Placozoa)**

При половом размножении в паренхиме Трихоплакса (*Trichoplax*) появляются гоноциты, которые затем превращаются в яйца, богатые желтком. Яйца испытывают полное равномерное дробление, напоминающее очень примитивное спиральное дробление. По уровню организации трихоплакс соответствует паренхиме – характерной личинке губок и кишечнополостных, которая, вероятно рекапитулирует основные черты фагоцителлы – предполагаемого предка многоклеточных животных [14, 41].

## **3. Губки (*Spongia* или *Porifera*)**

У губок начальные стадии развития яйца протекают внутри материнского организма. У известковых губок яйцо испытывает полное и сначала равномерное дробление. Образуется 8 бластомеров, лежащих в одной плоскости. Затем зародыш экваториальной бороздой делится на 8 мелких верхних и 8 крупных нижних бластомеров. Бластула губок называется амфибластулой, т.к. бластомеры ее полюсов различны: верхние – микромеры – мелкие цилиндрические клетки со жгутиками, нижние – макромеры – крупные и зернистые. В материнском теле крупноклеточная половина бластулы впячивается в мелкоклеточную. Вскоре процесс останавливается и крупные клетки выпячиваются обратно. Затем амфибластула выходит из тела губки и прикрепляется к субстрату полюсом микромеров. Эти клетки впячиваются внутрь бластулы, формируя гастралу. При этом у губок, в отличие от других животных, макромеры дают начало эктодерме, а микромеры – энтодерме. Внутренний слой жгутиковых клеток образует клетки жгутиковых камер, наружные клетки – дермальный слой, мезоглею и ее клеточные элементы [14].

У известковых губок и некоторых известковых эмбриональное развитие иное. Бластула состоит из примерно одинаковых клеток со жгутиками. Далее отдельные клетки стенки бластулы заползают в ее полость, которая заполняется рыхло расположенными клеточными элементами. Так формируется личинка паренхимы. Затем она садится на дно, ее поверхностные клетки погружаются внутрь и дают начало хоаноцитам, а внутренние клетки выходят на поверхность и формируют покровный клеточный слой и мезоглею.

Особенности эмбрионального развития губок дают основания ученым считать, что у губок первичная эктодерма становится на место энтодермы и обратно. Поэтому зоологи называют губок животными, вывороченными наизнанку. Извращение зародышевых пластов вызвано переходом губок к сидячему образу жизни и заменой внешней двигательной функции хоаноцитов на внутреннюю вододвигательную, что привело к перемещению внутреннего и внешнего слоев клеток [14, 41].

#### **4. Кишечнополостные (Coelrnterata или Cnidaria)**

##### **4.1. Гидроидные (Hydrozoa), Гидроиды (Hydroidea)**

У морского гидроидного полипа *Obelia* оплодотворение и дальнейшее развитие яиц протекает вне материнского организма. Яйцо испытывает полное равномерное дробление, формируется продолговатая бластула. Гастроуляция происходит путем иммиграции. Зачаток энтодермы образуется путем ухода клеток заднего полюса бластулы внутрь бластоцеля. Таким образом развивается личинка паренхимула. Далее часть энтодермальных клеток дегенерирует и на их месте возникает зачаток гастротелия. На этой стадии личинка называется планулой. Планула имеет овальную форму, плавает с помощью ресничек, опускается на дно и прикрепляется слегка расширенным передним концом. У осевшей планулы в энтодерме вскоре формируется гастральная полость, на конце, противоположном месту прикрепления прорывается ротовое отверстие, по краям которого образуется венчик щупалец и планула превращается в молодого полипа [14].

##### **2.4.2. Сцифоидные медузы (Scyphozoa)**

Медузы раздельнополы. Половые железы образуются из энтодермы нижней поверхности карманов желудка. Зрелые половые клетки выводятся наружу через рот [14]. Дробление полное и равномерное. В результате образуется целобластула. Впервые отмечается гастроуляция путем инвагинации. После замыкания бластопора гастротелия превращается в планулу. Она сначала плавает при помощи жгутиков, затем прикрепляется ко дну передним концом и превращается в одиночный полип – сцифостому [17]. При этом верхнем полюсе планулы прорывается рот, ведущий внутрь гастральной полости. Вокруг рта развивается венчик щупалец. Энтодерма гастральной полости дает 4 продольных желудочных валика [14]. Сцифостому можно размножить почкованием и путем стробиляции. При этом ее щупальца редуцируются, тело вытягивается и подразделяется на ряд дисков, превращаясь в стробилу. Из дисков формируются личинки медуз – эфиры, которые отделяются и уплывают. У сцифозой наблюдается типичный метазенез [17].

##### **2.4.3. Коралловые полипы (Anthozoa)**

Коралловые полипы, как правило, раздельнополы. Половые железы формируются в перегородках между их энтодермой и мезоглеей. Оплодотворение происходит внутри тела женских особей. Начальные стадии развития проходят в мезоглеей септ [14]. Яйца испытывают полное равномерное дробление, сначала формируется у разных видов цело-, перибластула, или морула. Гастроуляция осуществляется путем деламинации или иммиграции, в результате образуется мерцательная планула, которая плавает, а затем прикрепляется ко дну. Часто еще до прикрепления формируются энтодермальные септы. Между экто- и энтодермой образуется прослойка мезоглеи, в которую из энтодермы выселяются клетки, образующие мышечные элементы, а у 8-лучевых кораллов – склеробласты, выделяющие скелетные иглы [17].

## **2.5. Гребневики (Acnidaria)**

Гребневики – гермафродиты; мужские и женские половые железы расположены по ходу меридиональных каналов кишечника, зрелые половые продукты попадают в гастральную полость, а потом через рот выводятся наружу. Оплодотворение и начальные стадии развития могут протекать в гастральной полости родительской особи. Яйца гребневиков одеты тонкой оболочкой, которая после оплодотворения отслаивается. Полярность яйца отчетливая [17].

Жизненный цикл гребневиков простой, без метаморфоза. Дробление полное, но не равномерное, один полюс зародыша состоит из быстро дробящихся мелких микромеров, другой – из медленно делящихся макромеров. Микромеры дают эктодерму, макромеры энтодерму. Макромеры, образующиеся книзу микромеров, обнаруживают на нижнем полюсе впячивание – первичный рот и зачаток гастральной полости. Образуется гастрала. По краям бластопора эктодерма впячивается и образует глотку. В глубине гастральной полости часть клеток энтодермы уходит в промежуток между экто- и энтодермой и дает там крестообразную группу клеток – зачаток мезодермы, из которого формируются клеточные элементы мезоглеи и мускульные оси щупалец [14]. На поверхности зародыша появляются 4 меридиональные полосы эктодермальных клеток, из которых позднее образуются 8 рядов гребных пластинок. Из утолщения эктодермы на вегетативном полюсе формируется аборальный орган чувств. По бокам от него два выпячивания эктодермы, в которые врастают плотные скопления мезодермальных клеток, образуя зачатки щупалец [17].

## **2.6. Плоские черви (Plathelminthes)**

### **2.6.1. Ресничные черви или планарии (Turbellaria)**

Эмбриональное развитие в разных отрядах ресничных червей сильно различается. Обычно яйца испытывают полное, но неравномерное дробление, напоминающее спиральный тип дробления. Бластомеры яйца дифференцированы на микромеры, из которых получается в дальнейшем эктодерма, и на 4 макромера, дающих начало энтодерме и мезодерме.

У морских турбеллярий отр. Polycladida развитие с метаморфозом. Из яйца выходит мюллеровская личинка. Тело личинки яйцевидно, кишечник в виде простого мешка. Посередине тела личинки его обвивает венчик из 8 длинных лопастей, по свободному краю которых проходит пояс сильно развитых ресничек. Благодаря ресничкам образуется сплошной предротовой мерцательный венчик. Личинка свободно плавает и, превратившись в маленькую турбеллярию, опускается на дно.

Бесполое деление поперечной перетяжкой тела позади глотки характерно для представителей отряда Macrostomida. При этом характерна закладка органов, которые впоследствии регенерируют. Позади перетяжки от эктодермы обособляется парная кучка клеток – первый зачаток мозгового ганглия; над ним формируются глаза, позади закладывается зачаток глотки. Таким путем формируются цепочки особей, расположенных в один ряд; впоследствии цепочка разрывается на отдельные особи [14].

### **2.6.2. Дигенетические сосальщики (Trematoda или Digenea)**

Трематоды отличаются очень сложным жизненным циклом со сменой хозяев и чередованием поколений. Гермафродитные половозрелые сосальщики – мариты паразитируют в кишечнике и других внутренних органах позвоночных животных. В яйцевых капсулах трематод содержатся, помимо яйца, около 30 желточных клеток. Дробление яйца неправильное и асинхронное. При первом делении получается два бластомера, больший из них называется соматической, а меньший – пропагаторной клеткой. Соматическая клетка делится и образует зачатки эмбриональной оболочки, кожных покровов, нервной системы, протонефридиев и паренхимы. За счет продуктов деления пропагаторной клетки развиваются мышцы, железы, зародышевые клетки.

Яйцевые клетки выводятся из тела хозяина с экскрементами и для дальнейшего развития должны попасть в воду, где из них выходит личинка – мирацидий. На переднем конце мирацидия есть сосочек со стилетом, в паренхиме содержится нервный ганглий, пара глазков, зачаточный кишечник, протонефридии и зародышевые шары. Мирацидии плавают, внедряются в печень промежуточного хозяина – моллюска, где утрачивает органы, превращаясь в спороцисту. Из зародышевых клеток последней развивается новое поколение – редии. Редии выходят из спороцисты и продолжают паразитировать в том же хозяине. Редии имеют рот, глотку, пищевод и кишку, зародышевые клетки, которые дают начало третьему поколению – церкариям. Последние выходят из редий через особое отверстие и покидают первого промежуточного хозяина. Некоторое время церкарии плавают, а затем проникают в тело второго промежуточного хозяина. Церкария – личиночная стадия мариты. Тело ее снабжено двумя присосками, есть двуветвистый кишечник, протонефридии и зачаток половой системы. Церкария имеет хвостовой придаток без прикрепительных крючьев. Во втором промежуточном хозяине церкария отбрасывает хвост и инцистируется. Окончательный хозяин заражается при заглатывании им второго промежуточного хозяина. В кишечнике окончательного хозяина молодой червь освобождается от цисты и достигает половозрелости [17].

### **2.6.3. Моногенетические сосальщики (Monogenea)**

Моногенетические сосальщики – эктопаразиты водных позвоночных, главным образом рыб. Большинство из них откладывает яйца в воду или прикрепляет их к телу хозяина; у представителей рода *Gyrodactilis* наблюдается живорождение [17].

Лягушачья многоустка (*Polystomum integerrimum*) паразитирует в мочевом пузыре лягушки. Яйцевые капсулы, содержащие одно яйцо и ок. 40 желточных клеток, выводятся с мочой. Развитие протекает в воде, дробление полное, неравномерное, сходное с беспорядочным. Бластомеры образуют компактную группу, внутри которой различают три более крупные клетки. Последние неравномерно делятся, отделяя на одну сторону зародыша более мелкие клетки, которые окружают его, что сходно с эпиболией. Затем все клетки сливаются в синцитий, в



котором обособляются группы клеток, соответствующие зачаткам органов: кожных покровов, глотки, кишки, мозга, глаз и т.д.

У большинства моногеней из яйца выходит ресничная свободноплавающая личинка – онкомирацидий, на заднем конце которой находится прикрепительный диск с 16 крючками по краю. Затем личинка прикрепляется к жабрам головастика, при этом на прикрепительном диске формируется 6 присосок и 2 грубых крючка, усложняется пищеварительная система. Некоторое время личинка паразитирует на жабрах головастика, а после редукции жабр через пищеварительный тракт мигрирует в мочевой пузырь. Половозрелыми черви становятся на третий год [17].

#### 2.6.4. Ленточные черви (Cestoda)

Ленточные черви – эндопаразиты со сменой хозяев. В связи с паразитическим образом жизни у них полностью редуцировалась пищеварительная система, которая даже не закладывается в эмбриогенезе. Яйца цестод из отряда Pseudophyllidea (ремнецы, лентецы) развиваются в воде. При дроблении яйца несколько бластомеров образуют эмбриональную оболочку, окружающую остальные бластомеры и желточные клетки. Во внутренней клеточной массе дифференцируется поверхностный слой эктодермальных клеток – мантия, или эмбриофор, а внутри нее – онкобласты, образующие три пары хитиноидных крючков и два протонефридия. Из оболочек выходит ресничная личинка – корацидий. Корацидий Широкого лентеца (*Diphyllobotrium latum*) плавает в воде и для дальнейшего развития должен быть проглочен промежуточным хозяином – веслоногим рачком. После этого ресничная мантия сбрасывается и получается личинка онкосфера с 6 крючками, одетая кутикулой и имеющая протонефридий. Она проникает в тело рачка, растет и превращается в процеркоид – удлиненную личинку с крючками на заднем конце, образующем церкомер [17].

Второй промежуточный хозяин (рыба) проглатывает зараженного рачка, после этого процеркоид проникает в мышцы и превращается в плероцеркоид. При этом церкомер отбрасывается, на переднем конце образуется сколекс с присасывательными ямками. Закладывается нервная система, выделительная система усложняется. Развитие Широкого лентеца завершается в окончательном хозяине (Млекопитающие, в том числе человек).

У ленточных червей из отряда Cyclophyllidea (цепни) в яйцевых капсулах содержится одна желточная клетка. Дробление полное. Развитие протекает в наземных условиях, поэтому свободноплавающая ресничная личинка отсутствует, эмбриофор хитинизируется и защищает зародыш от высыхания. Под этой оболочкой формируется онкосфера с шестью крючками, но без протонефридиев.

Для жизненного цикла цепней характерна смена двух хозяев. Первый промежуточный хозяин – беспозвоночное животное, которое заглатывает яйца. В теле промежуточного хозяина онкосфера проникает сквозь стенку кишечника в ткани, где превращается в финну. Финны бывают

нескольких типов: цистицерк, цистицеркоид, ценур и эхинококк. Метаморфоз циклофиллид завершается в кишечнике окончательного хозяина [17].

## **2.7. Немертины (Nemertini)**

Оплодотворение наружное. Яйца испытывают полное дробление, сходное со спиральным типом дробления кольчатых червей. В результате дробления получается бластула. Гастроула образуется путем инвагинации – впячиванием одного полюса бластулы внутрь. Из гастроулы развивается свободноплавающая планктонная личинка – пилидий. При формировании пилидия по бокам blastopora развивается пара выростов в виде широких свисающих вниз лопастей. Личинка принимает форму каски с боковыми наушниками. Эктодерма на вершине тела личинки утолщается, образуя теменную пластинку, на которой сидит пучок (султан) ресничек. Личинка покрыта мерцательным эпителием, по нижнему краю тела и лопастей проходит ряд длинных ресничек – предротовой мерцательный шнур. Особенность развития немертин в том, что эпителий пилидия имеет временный характер и сбрасывается во время превращения личинки во взрослого червя. Сначала клетки эпителия уходят в первичную полость тела, образуя зачаток мезодермы, имеющей диффузный характер, называемый мезенхимой; впоследствии мезенхима дает начало соединительной ткани и некоторым внутренним органам. Окончательные покровы червя образуются так: сначала появляются 7 впячиваний эктодермы: спереди одно маленькое непарное и снизу три более крупных (впереди, по бокам, позади рта). Затем впячивания вырастают внутрь пилидия, окружая кишечник, и срастаются друг с другом, образуется двухслойный мешок эктодермального происхождения, охватывающий срединную часть личинки. Сформировавшийся червь прорывает стенку пилидия, выходит наружу, опускается на дно и переходит к ползающему образу жизни [14].

## **2.8. Круглые или Первичнополостные черви (Nemathelminthes)**

Яйца нематод содержат умеренное количество желтка и могут быть отнесены к изолецитальному типу. Яйца овальной или удлинённой формы, размеры от 23×13,5 мкм. Яйцевые оболочки плотные, поэтому экспериментальное изучение эмбрионального развития затруднено. Дробление яиц нематод полное и приблизительно равномерное, детерминированное, но почти в каждом отряде имеет свои особенности [17].

Лучше всего изучено развитие Лошадиной аскариды (*Parascaris equorum*). Детерминированность дробления начинается уже со стадии двух бластомеров: более крупный из них, или эктобласт, представляет собой зачаток эктодермы, а другой бластомер несет в себе половой зачаток, но кроме него содержит и ряд других зачатков. В серии последующих делений этот бластомер освобождается от соматических зачатков и приобретает только половое значение. В конце дробления зародыш имеет форму целобластулы. Энтодермальные клетки погружаются внутрь. Сзади на энтодермальную пластинку нарастают половой зачаток и клетки эктодермы, а спереди – стомобласты. Последние, размножаясь, образуют клеточную пластинку, которая

впячивается и дает начало передней кишке. Вслед за энтодермой погружаются клетки мезодермы и клетки полового зачатка. Оказавшиеся внутри клетки энтодермы делятся и образуют зачаток средней кишки, по бокам которой располагаются две группы мезодермальных клеток, образующих впоследствии мезодермальные полосы [17]. Гастрюляция происходит посредством несколько измененной инвагинации [14]. К концу эмбрионального развития зародыш удлинняется, принимает червеобразную форму и изгибается на брюшную сторону [17]. Вполне сформированная личинка аскариды может долго оставаться живой внутри яйцевых оболочек. Вылупление происходит, если яйцо попадает в кишечник лошади [14].

В эмбриональном развитии нематод бросаются в глаза детерминированный характер дробления, билатеральное строение дробящегося яйца и крайне раннее обособление полового зачатка [14]. Многие особенности развития нематод проявляются и в других классах типа Nematelminthes. В развитии гастротрих, коловраток и скребней обнаруживаются черты спирального дробления, наблюдается тенденция к выработке билатерального дробления [17].

## **2.9. Кольчатые черви (Annelida)**

### **2.9.1. Многощетинковые черви (Polychaeta)**

Для кольчатых червей характерно полное, спиральное, детерминированное дробление яйца. Сначала двумя последовательными меридиональными делениями яйцо рассекается на 4 примерно одинаковых бластомера А, В, С и D. Бластомер В отвечает будущей брюшной, а D – будущей спинной стороне зародыша. Затем эти 4 клетки делятся наклонной бороздой на квартет микромеров на анимальном полюсе и квартет макромеров на вегетативном полюсе. Дальнейшее дробление состоит в последовательном отделении от макромеров по направлению к анимальному полюсу 2-го, 3-го и 4-го кварталов микромеров. Клетки ранее образовавшихся кварталов тоже делятся. Дальнейшее развитие каждого бластомера точно определено. Первые 3 квартета микромеров идут на образование эктодермы личинки, один микромер 4-го квартета производит целомическую мезодерму, а остальные микромеры этого квартета и все макромеры дают энтодерму [14].

В результате дробления формируется неравномерная целобластула или стерробластула. Если в яйце мало желтка, гастрюляция осуществляется путем инвагинации, при которой энтодермальные клетки уходят внутрь. Если бластоцель выражен слабо или отсутствует, происходит эпиболия. Бластопор располагается на вегетативном полюсе и немного сдвинут на брюшную сторону [17]. Затем бластопор вытягивается по одной из сторон гастрюлы по ее экватору, а сзади замыкается. Его передняя часть превращается в ротовое отверстие, а нижняя – в порошицу [14]. К концу гастрюляции начинается формирование личинки трохофоры. В типичном случае трохофора шаровидной или грушевидной формы. По экватору личинки проходят предротовое ресничное кольцо – прототрох. На брюшной стороне трохофоры находится рот, на заднем конце – анус. Между этими отверстиями проходит изогнутая пищеварительная трубка, состоящая из эктодермальных пищевода и задней кишки и энтодермального желудка. На макушке

личинки расположен теменной орган с султаном длинных чувствительных ресничек. В верхней части расположены другие органы чувств: глазки, пальпы,статоцисты. С ними связан нервный ганглий, от которого расходятся радиальные нервы. Нервное кольцо проходит под проторохом. Между стенкой тела и кишечником находится первичная полость тела, в которой располагаются мышечные и соединительнотканые клетки эктомезодермального происхождения. В нижнем полушарии трохофоры находится пара протонефридиев, а по бокам от анального отверстия находятся два мезодермальных телобласта.

Превращение трохофоры в червя происходит путем удлинения и сегментации ее нижнего полушария, редукции личиночных и развития дефинитивных органов. Эти процессы сопровождаются переходом от плавающего образа жизни к донному. Личинка с внешними признаками сегментации называется метатрохофорой. В процессе дальнейшего метаморфоза верхнее полушарие личинки преобразуется в предротовую лопасть (простомииум), нижнее – в окологротовой сегмент (перистомииум) и анальную лопасть (пигидий). Производными эктодермы трохофоры являются кожные покровы, щетинки, парапоидальные усики, предняя и задняя кишка, метанефридии. В верхней части личинки развиваются глаза, антенны, органы обоняния. Связанные с ними группы клеток объединяются и образуют надглоточный ганглий. В эктодерме брюшной стороны тела появляются парные зачатки ганглиев брюшной нервной цепочки. Из клеток энтодермы формируется средняя кишка. Мезенхима (эктomezодерма) дает соединительную ткань и мышцы. Целомические мешки туловищных сегментов сильно разрастаются и вытесняют первичную полость тела. Правый и левый целомические мешки каждого сегмента смыкаются друг с другом над кишечником и под ним, образуя продольные перегородки – мезентерии, тянущиеся по спинной и брюшной стороне тела. Остатки первичной полости тела внутри мезентериев дают спинной и брюшной кровеносные сосуды. Задние стенки каждой пары целомических мешков тесно соприкасаются с передними стенками следующей пары, образуя поперечные перегородки – диссепименты. В них проходят кольцевые кровеносные сосуды. Из целомического эпителия диссепиментов развиваются целомодукты. Половые железы формируются как разрастания целомического эпителия [17].

### **2.9.2. Малощетинковые черви (*Oligochaeta*) и Пиявки (*Hirudinea*)**

Развитие у олигохет протекает без стадии личинки трохофоры. Яйца развиваются внутри яйцевого кокона, имеющего форму муфты, в пояске. Из кокона выходит уже вполне сформированный маленький червь.

У низших малощетинковых (отр. *Naidomorpha*), к ним относятся Пресноводные олигохеты (*Limicola*), развивается несколько зародышей в одном коконе, содержащем водянистую жидкость. Яйца богаты желтком, дробление происходит по спиральному типу. Спинной бластомер D имеет большие размеры, по сравнению с остальными бластомерами квартета. За его счет образуются мезодермальные телобласты и 4 эктодермальных телобластов, которые дают начало большей части покровов животного и нервную систему [14]. Результатом дробления является

неравномерная стерробластула, вегетативное полушарие которой образовано 5 крупными клетками, которые дают начало экто-, мезо- и энтодерме. Гастрюляция осуществляется путем эпиволии [17]. Сходный характер дробления наблюдается у Хоботных пиявок (*Rhynchobdellida*),

У высших олигохет (отр. *Limbricomorpha*), к ним относятся Наземные олигохеты (*Terricola*) кокон содержит питательную белковую жидкость, а яйца бедны желтком и, развиваясь, дают зародыш, который активно заглатывает белок, поэтому называется «скрытой личинкой». Перед вылуплением зародыш испытывает метаморфоз, превращаясь в молодого червяка [14]. У Дождевых червей дробление спиральное, но сильно изменено и отличается асинхронностью. Двумя меридиональными бороздами яйцо делится на 4 бластомера, и бластомер D значительно превышает по размерам остальные. Бластомер A больше не делится, а B разделяется только один раз. Все тело зародыша формируется только за счет бластомеров C и D, что резко нарушает правильность спирального дробления. Дробление завершается образованием стерробластулы, уплощенной по анимально-вегетативной оси – плакулы. Гастрюляция происходит путем изгибания плакулы, края ее загибаются вниз и сближаются, бластопор приобретает щелевидную форму и замыкается сзади вперед. Оставшееся на переднем конце отверстие бластопора преобразуется в рот. Этот же характер развития наблюдается у Челюстных пиявок (*Gnathobdellida*) [17].

## **2.10. Моллюски (*Mollusca*)**

### **2.10.1. Брюхоногие моллюски (*Gastropoda*)**

Яйца у брюхоногих моллюсков телolecитальные, одетые желточной оболочкой, откладываются по несколько штук в студенистых кладках, коконах или капсулах с плотными кожистыми стенками. В коконах содержится питательная белковая жидкость [17]. Характерно полное, неравномерное, детерминированное дробление яиц, проходящее по спиральному типу. Имеются те же макромеры A, B, C, и D и четыре квартета микромеров. Главная часть мезодермы формируется за счет клетки D. Целомическая мезодерма образует две мезодермальные полоски за счет двух первичных мезодермальных клеток. У низших *Prosobranchia* из яйца развивается личинка трохофорного типа. Затем трохофора превращается в личинку парусник, или велигер. У большинства представителей подкл. *Prosobranchia* и *Opisthobranchia* из яйца выходит сразу парусник. У парусника на предротовом отделе тела развиваются 2-4 боковых лопасти, окаймленные венчиком ресниц и образующие мерцательный парус [14]. Раковинная железа закладывается как впячивание эктодермы на спинной стороне велигера. На дне этого мешочка вырабатывается органическое вещество раковины (конхиолин). Затем раковинная железа выворачивается, образуя личиночную раковину, которая сначала имеет блюдцеобразную форму, а потом становится более глубокой и закручивается спирально. Края раковинной железы превращаются в край мантии. Нога появляется в виде выпячивания кожных покровов на брюшной стороне тела [17]. Из эктодермы образуются кожные покровы, на голове - щупальца, глаза и связанные с ними церебральные ганглии. В ноге формируются статоцисты и педальные ганглии. В области внутренностного мешка закладываются висцеральные ганглии. Из энтодермы

образуется средняя кишка, подразделяющаяся на желудок, тонкую кишку и печень. Мезенхима дает сильные мышцы – ретракторы, втягивающие верхнее полушарие, велум и ногу в раковину. Мезодермальные телобласты образуют две короткие мезодермальные полосы, которые распадаются на отдельные клетки и смешиваются с мезенхимой. В этой смешанной мезодермальной массе формируется полость с эпителизованными стенками – перикард. За счет стенок перикарда развивается сердце, почки (целомодукты) и половые железы. Целом включает в себя полости перикарда и гонад.

Некоторое время велигер ведет планктонный образ жизни, затем опускается на дно и завершает метаморфоз: личиночные органы дегенерируют и отбрасываются. В ходе метаморфоза билатерально-симметричная личинка становится асимметричной. Это происходит в результате поворота внутренностного мешка вместе с одевающей его раковиной и мантийным комплексом органов относительно головы и ноги против часовой стрелки (если смотреть со спины) на 180°. В результате мантийный комплекс органов оказывается на правой стороне тела, наблюдается редукция правых (первично-левых) органов (жабры, почки, предсердия). Следствием поворота внутренностного мешка является перекрест плевро-висцеральных коннективов (хиастоневрия) [17].

#### **2.10.2. Пластинчатожаберные или Двустворчатые моллюски (*Lamellibranchia* или *Bivalvia*)**

Яйца Двустворчатых моллюсков имеют размеры от 50-60 мкм (у *Dreissenia*, *Mytilus*) до 210 мкм (*Nucula*). Дробление яйца спиральное, гетероквадратное, но не синхронное, макромер D и его производные делятся быстрее других клеток, поэтому геометрическая правильность в расположении бластомеров утрачивается. В процессе дробления образуется 4-5 квартетов микромеров. Микромеры и макромеры имеют примерно одинаковую величину, соматобласты 2d и 4d резко превышают по размерам другие бластомеры. У многих Двустворчатых в результате дробления формируется целобластула, гастрюляция осуществляется путем инвагинации. Особенностью эмбриогенеза *Bivalvia* является ранняя закладка раковинной железы. После выворачивания раковинной железы раковина принимает форму непарной конхиолиновой пластинки, которая перегибается по средней линии и охватывает тело личинки с боков. Так раковина становится двустворчатой, а место перегиба сохраняется в виде лигамента.

Для морских форм и, как исключение, для пресноводного моллюска *Dreissena* характерно развитие с типичным или видоизмененным велигером, а для пресноводных, например, сем. *Unionidae* (Перловицы: *Anodonta Unio*) – с образованием паразитической личинки – глохидия, а также у некоторых других *Bivalvia* встречается прямое развитие [17]. Яйца откладываются в жабры, а именно – в промежуток между наружными и внутренними жаберными листками [14]. Эмбриональное развитие перловиц протекает в жаберных пластинках матери, где и формируется глохидий [17]. Створки глохидия имеют округлую форму, на их брюшном крае имеется зубец с загнутыми острыми крючками. На брюшной стороне зародыша образуется мантийная полость,

зачаток ноги с личиночной нитью, мощный мускул, замыкающий раковину, посреди брюшной поверхности туловища находится биссусовая железа, вырабатывающая длинные липкие нити биссуса. Глохидии выводятся из тела матери через выводной сифон и подхватываются токами воды, которые создаются проплывающей мимо рыбой. Личинки с помощью биссусовой нити и крючковидных шипов прикрепляются к коже, жабрам или плавникам рыб [14]. Глохидии вызывая разрастание кожи и соединительной ткани хозяина, оказываются в толще его тканей. Кишечник глохидия не функционирует и питание осуществляется благодаря фагоцитарной активности клеток личиночной мантии. Растет и развивается глохидий медленно – от 12 до 80 дней. Затем личиночные органы редуцируются, начинается развитие дефинитивных: формируется кишечник, личиночная мантия заменяется дефинитивной. Глохидий покидает хозяина, опускается на дно и завершает метаморфоз: более интенсивно растет и образует дефинитивную раковину [17].

### **2.10.3. Головоногие моллюски (Cephalopoda)**

Оплодотворение у Головоногих моллюсков внутреннее, осуществляется с помощью сперматофоров, которые самец вносит в мантийную полость самки при помощи видоизмененных щупалец. Яйца отличаются большим содержанием желтка и крупными размерами. Крупные яйца формируются вследствие поступления большого количества питательных веществ через одевающий растущие ооциты фолликулярный эпителий, выделяющий также хорион. Яйца вытянуты по анимально-вегетативной оси, будущая спинная сторона яйца более выпукла, а будущая брюшная – немного уплощена. Яйца теллецитальные. Анимальный полюс соответствует заднему концу зародыша, а вегетативный – переднему. На анимальном полюсе имеется дисковидное утолщение цитоплазмы, содержащее ядро – цитоплазматический диск (бластодиск), слегка сдвинутый на спинную сторону [17].

Из-за большого количества яйца в желтке дробление у Головоногих моллюсков становится дискоидальным. Первая борозда дробления проходит меридионально, разделяя только бластодиск. Второе и третье деления тоже меридиональные, в результате на спинной стороне отделяются две узкие медианные клетки. Четвертое деление меридиональное во всех клетках, кроме двух медианных брюшных клеток, которые делятся в широтном направлении, отделяя по небольшой клетке в сторону анимального полюса. Борозды 5-го деления во всех клетках проходят в широтном направлении. Затем в центральной части бластодиска различаются клетки, обособленные со всех сторон, - бластомеры и расположенные по периферии клиновидные клетки, сохраняющие связь с желтком, - бластоконы. Далее бластомеры дробятся беспорядочно, а бластоконы делятся то в широтном, то в меридиональном направлении. В результате на анимальном полюсе формируется однослойный бластодиск, окаймленный бластоконами. Затем бластоконы сливаются друг с другом и образуют синцитиальный эпителий, который обрастает желток со всех сторон, формируя желточную энтодерму, служащую для переработки желтка.

Края бластодиска утолщаются, путем деламинации образуется внутренний пласт клеток – мезоэнтодерма (общий зачаток энто- и мезодермы), имеющий форму кольца, лежащего под

эктодермой. Краевая экто- и мезодерма обрастают желток поверх желточного эпителия, образуя вместе с ним стенку желточного мешка. Из двухслойной части бластодиска формируется тело зародыша. На анимальном полюсе появляется эктодермальное утолщение с зачатком раковинной железы. Край эктодермального утолщения становится мантией. На спинной стороне зародыша формируются зачатки глаз в форме вздутий эктодермы. На брюшной стороне закладываются жабры, зачаток воронки,статоцисты. На границе зародыша и желточного мешка в форме бугорков закладываются руки. В мезодермальном слое стенки желточного мешка формируется система кровеносных лакун и мышцы, способствующие циркуляции крови в лакунах. По мере роста зародыш питается за счет веществ желточного мешка. В процессе органогенеза мезодерма дает мышцы, паренхиму тела, перикард, сердце, кровеносные сосуды, почки и половую систему. Из энтодермы образуется средняя кишка, а из эктодермы – кожные покровы, передняя кишка с радулой, задняя кишка с чернильным мешком, глаза,статоцисты, церебральные, педальные и висцеральные ганглии [17].

## **2.11. Членистоногие (Arthropoda)**

### **2.11.1. Трилобиты (Trilobita)**

Трилобиты являются вымершими животными. По-видимому, они откладывали крупные богатые желтком яйца, из которых выходили личинки протапсис. Протапсидная личинка имела форму выпуклого диска [17]. Сначала протапсис имеет цельное тело. Затем оно разбивается на передний, предротовой отдел со сложными глазами и антеннулами и на 3-4 сегмента, позади которых лежит нерасчлененная анальная лопасть (тельсон) [14]. Между головным щитом и анальной лопастью находится зона роста, за счет которой образуются все туловищные сегменты во время метаморфоза.

### **2.11.2. Мечехвосты (Xiphosura)**

Мечехвосты раздельнополы, осеменение осуществляется наружно. Яйца крупные, диаметром около 3,35 мм, одеты толстым хорионом, откладываются во влажный песок в зоне приливов и отливов. Яйца содержат много желтка, который равномерно распределен в цитоплазме. По периферии цитоплазмы гранулы желтка более мелкие и лежат реже, чем в центре. Дробление яиц полное, неравномерное. В конце дробления формируется морула, состоящая из 120-130 бластомеров, зародыш приобретает вид мозаики [17].

Гастрюляция протекает по типу морульной деламинации. Поверхностный слой клеток имеет более мелкие размеры и содержит меньше желтка. Этот слой эпителизируется и образует эктодерму. Центральная масса более крупных и богатых желтком клеток составляет энтодерму. При делении одного из первичных бластомеров образуется слой мезодермы, которую составляют клетки среднего размера. В результате распространения мезодермальных клеток между экто- и энтодермой, а также уплотнения эктодермы возникает зародышевое пятно или вентральная пластинка. Мезодерма разделяется на 4 неясно очерченных сомита. В задней части зародышевого



пятна эктодерма становится многослойной, здесь протекают процессы иммиграции клеток, которые, выселяясь, присоединяются к мезодерме. В данном участке образуется углубление – телопор. Из этой «вторичной» мезодермы образуются новые сомиты, которые располагаются вокруг телопора концентрическими полукольцами. После окончания образования сомитов телопор исчезает.

У Мечехвостов наблюдается два способа образования мезодермы. В передних 4 сегментах мезодерма обособляется во время гастрюляции и разделяется на 4 пары сомитов. Мезодерма остальных сегментов возникает путем иммиграции из зоны роста, формирование сегментов происходит последовательно один за другим. Сегменты формируются еще у зародыша, что объяснимо эмбрионизацией – протекание начальных стадий постэмбрионального развития еще в яйце

В дальнейшем в области вентральной пластинки появляются зачатки конечностей. Сначала они имеют вид кожных складок, затем вырастают и расчленяются, приобретая окончательную форму. В срединной части вентральной пластинки образуется два продольных утолщения эктодермы, которые дают начало стволам брюшной нервной цепочки. Последние спереди расширяются и дают головные лопасти, из которых формируется головной мозг. Позднее из эктодермы развиваются глаза. По краю вентральной пластинки эктодерма утолщается и принимает форму валика, разграничивающего спинную и брюшную стороны зародыша и представляет собой край общего спинного щита, который затем разделится на щиты просомы и опистосомы. Шаровидный зародыш становится грушевидным и сплющивается в дорсо-вентральном направлении. Затем в массу энтодермальных клеток в области просомы врастают соединительнотканые септы, которые разделяют ее боковые лопасти на 6 пар лопастей – зачатки долей печени. Осевая часть энтодермы является зачатком средней кишки.

В конце эмбрионального периода стенки целомических мешков разрушаются и образуется смешанная полость тела – миксоцель. Из мезодермы развиваются мышцы, сердечная трубка с метамерными остиями и органы выделения – коксальные железы, которые закладываются в количестве 6 пар, но потом передняя и задняя пары редуцируются. Эктодерма зародыша рано начинает выделять кутикулу, поэтому происходит несколько эмбриональных линек.

Эмбриональное развитие мечехвостов сопровождается метаморфозом. Для них характерна трилобитная личинка, внешне похожая на трилобитов. Личинка, выходящая из яйца, имеет полный набор сегментов, но задние сегменты брюшка недоразвиты, так как лишены конечностей [15]. Также характерно наличие короткого хвостового шипа, неполное развитие кишечника. После 1-й постэмбриональной линьки хвостовой шип удлиняется, образуются недостающие конечности и завершается развитие кишечника [17].

### **2.11.3. Паукообразные (Arachnoidea)**

Пауки – раздельнополые животные. Осеменение у них внутреннее. Самцы вносят сперму в семяприемники самки при помощи бульбусов (полых придатков педипальп). Все пауки

откладывают яйца в паутинных коконах. Яйцо одето двумя оболочками: нежной желточной и плотным хорионом, который выделяется стенкой матки. Яйца центролецитальные, имеют сферическую форму, размеры от 0,4 до 1,9 мм. Для пауков характерно поверхностное дробление. Оно начинается с внутрижелточного деления ядер. Возле каждого ядра находится небольшое скопление цитоплазмы, поэтому их называют энергидами дробления. После образования достаточного количества энергид дробления они приближаются к поверхности яйца и входят в периплазму. В результате этого формируется бластодерма, которая сначала имеет вид синцития, а затем разделяется на отдельные клеточные территории врезающимися с поверхности бороздами. Через некоторое время происходит местное сгущение клеток бластодермы – зародышевое пятно, которое соответствует вегетативному полюсу яйца и заднему концу зародыша. В центре зародышевого пятна образуется бластопоральная ямка, через которую мигрируют внутрь клетки мезоэнтодермы. Затем на краю зародышевого пятна появляется утолщение – первичный узелок, положение которого определяет спинную сторону зародыша. Первичный узелок движется по спинной стороне к анимальному полюсу, уменьшается в размерах и исчезает. В то же время на брюшной стороне образуется зародышевая полоска, задний конец которой соответствует первоначальному зародышевому пятну. Остальная поверхность зародыша составляет дорсальное поле, где на поверхности желтка располагается тонкий слой клеток.

Благодаря экспериментальным исследованиям Хольма (1949-1952), изучавшего перемещение клеточного материала при развитии *Agelena labyrinthica* методом маркировки – нанесения на поверхность зародыша цветных меток, которые передвигались вместе с клетками. Это показало, что сначала происходит стягивание клеток к вегетативному полюсу, в результате этого образуется зародышевое пятно. Затем появляется бластопоральная ямка, через которую клетки будущей мезоэнтодермы уходят внутрь. Первичный узелок является скоплением внутренних клеток энтодермальной природы. На место ушедших внутрь клеток из анимальной части яйца продвигаются клетки эктодермы. Оказавшиеся внутри клетки распространяются в промежутке между поверхностью желтка и эктодермой вперед: на брюшной стороне в области зародышевой полоски они дифференцируются на энто- и мезодерму, а на спинной стороне эти клетки представляют энтодерму, входившую в состав первичного узелка. В это же время поверхностные клетки спинной стороны стягиваются к брюшной, а в результате эктодерма оказывается в составе зародышевой полоски, а энтодермальный слой клеток спины обнажается [17].

Возникшая в результате вышеописанных процессов зародышевая полоска сегментируется и на ней появляются зачатки конечностей. Она разделяется на 6 сегментов просомы, а сегменты опистосомы отчленяются друг за другом от хвостовой лопасти – задней части зародышевой полоски, функционирующей как зона роста. На сегментах просомы закладываются хелицеры, педипальпы и 4 пары ног. VII сегмент превращается в стебелек, который соединяет просому с опистосомой, конечностей не несет. На основе конечностей VIII и IX сегментов развиваются легочные мешки, а конечности X и XI сегментов превращаются в паутинные бородавки. На

остальных сегментах опистосомы конечностей нет. При преобразовании зачатков конечностей в легочные мешки, у основания конечности образуется впячивание – полость будущего легочного мешка. Конечность подгибается, образуя наружную стенку легочного мешка, на внутренней поверхности которой в форме складок гиподермы закладываются легочные листочки. Головной мозг развивается из двух симметричных утолщений эктодермы на переднем конце зародышевой полоски. Ганглии послеротовых сегментов формируются в результате впячивания внутрь парных утолщений гиподермы. Затем происходит концентрация нервной системы: ганглии хелицер смещаются вперед и присоединяются к головному мозгу, а ганглии педипальп и ходных ног сливаются и образуют подглоточный ганглий, к которому друг за другом присоединяются ганглии опистосомы. Из эктодермы просомы развиваются 4 пары глаз. Передняя и задняя кишка имеют эктодермальное происхождение. Анальное отверстие образуется на месте исчезнувшей бластопоральной ямки, а ротовое – на переднем конце зародышевой полоски. В области зародышевой полоски из внутреннего слоя клеток выделяется слой мезодермы, остальные внутренние клетки дают энтодерму. Из энтодермы развиваются средняя кишка (железистый желудок, печень, клоака) и органы выделения – мальпигиевы сосуды, впадающие в заднюю кишку. Мезодерма расщепляется на париетальный (соматический) и висцеральный (спланхнический) листки, между которыми образуются парные целомические полости. Целомические мешки разрастаются в спинном направлении. В опистосоме между их спинными краями образуется сердце, а в просоме – аорта. Стенки этих органов состоят из целомического эпителия, а просвет представляет собой остаток первичной полости тела. После разрушения целомических мешков из мезодермы формируется мускулатура, жировое тело и половые железы.

Зародышевая полоска достигает максимальной длины и загибается на спинную сторону, почти полным кольцом охватывая желток так, что ее передний и задний концы сближены. Затем зародышевая полоска претерпевает бластокинез, или реверсию – изменения ее формы и перемещение по поверхности желтка. Появляющаяся на зародышевой полоске медиовентральная бороздка разделяет ее на две симметричные половины, головная хвостовая лопасти остаются цельными. Далее обе половины зародышевой полоски расходятся, на брюшной стороне между ними просвечивает желток, покрытый тонким слоем эктодермы. При этом они укорачиваются, головная и хвостовая лопасти удаляются друг от друга и занимают диаметрально противоположное положение. Затем обе половины зародышевой полоски смыкаются и срастаются на спинной стороне, изгибаясь на брюшную сторону. Далее зародышевая полоска растет в ширину и происходит обрастание желтка на брюшной стороне. В области VII сегмента намечается претяжка – образуется стебелек, связывающий просому и опистосому [17].

В дальнейшем развитии у зародышей сегментация выражена лучше, а тело состоит из большего числа сегментов, чем у взрослых животных. Так у зародышей пауков брюшко представлено 12 сегментами, сходно с взрослыми ракоскорпионами и скорпионами, на 4-5 передних сегментах имеются зачатки ножек. Далее все брюшные сегменты сливаются, образуя цельное брюшко [14].

Эмбриональное развитие пауков протекает 2-3 недели. До вылупления из яйца зародыш продельывает 1-2 эмбриональные линьки. Новорожденные паучки (нимфы) имеют полное количество сегментов (эпиморфоз) и похожи на взрослых, но не способны двигаться, так как не имеют в кутикуле мягких сочленений, и не питаются (кишечник забит желтком). Они остаются внутри кокона и продельывают еще 1-2 линьки и после этого переходят к активной самостоятельной жизни.

У сенокосцев, сольпуг, жгутоногих и телифонов развитие в общих чертах сходно с таковым пауков, но в некоторых отрядах развитие имеет отличительные черты. Все скорпионы живородящи, причем наряду с яйцеживорождением (яйца вынашиваются в теле матери) наблюдается истинное живорождение, при котором образуются плацентоподобные структуры, а зародыш питается за счет матери. У яйцеживородящих скорпионов яйца богаты желтком и относятся к телолецитальному типу. Яйца претерпевают дискоидальное дробление, гастрюляция протекает путем деламинации. Затем образуются амниотическая и серозная оболочки, как у насекомых. У форм с истинным живорождением яйца мелкие, лишены желтка, дробление полное, ход развития сильно изменен. У клещей наблюдается вторичное измельчение яиц и возврат к полному дроблению в результате сильного уменьшения размеров тела взрослых животных. Почти у всех паукообразных постэмбриональное развитие прямое, но у клещей происходит метаморфоз [17].

#### **2.11.4. Ракообразные (Crustacea)**

Яйца ракообразных одеты плотной оболочкой – хорионом и обычно богаты желтком. У Усоногих раков яйца телолецитальные, но у большинства желток распределяется более равномерно и яйца, в зависимости от количества желтка, бывают изо- или центрolecитальные, полярность в них выражена не ясно.

Типы дробления у ракообразных очень разнообразны. Когда желтка мало (многие Низшие раки *Artemia*, *Cyclops*, *Cypris*), дробление полное, неравномерное и детерминированное, напоминает таковое кольчатых червей. В этом случае на ранних стадиях дробления одна из клеток делится и образует клетку, дающую начало энтодерме, и мезодермальный телобласт. Но у большинства раков (Высшие раки) обилие желтка изменяет характер дробления, оно становится частичным и поверхностным. Ядро яйца последовательно делится на 2, 4, 8 и более ядер, при этом сама клетка не претерпевает деления. Образовавшиеся ядра мигрируют на периферию яйца, располагаясь там в один слой, при этом вокруг каждого ядра обособляется участок цитоплазмы в виде небольшой клетки [14]. Центральная масса желтка не разделена, ее поверхность одета одним слоем клеток. Поэтому такое дробление называется поверхностным. Часть клеток бластулы на будущей брюшной стороне зародыша уходит под наружный слой и дает начало энтодерме и мезодерме. В результате этого на брюшной стороне образуется многослойная клеточная пластинка – зародышевая полоска. Снаружи она образована эктодермой, более глубокие слои представляют мезодерму, самый глубокий слой, прилегающий к желтку, – энтодерму.

Зародыш формируется за счет зародышевой полоски, которая сегментируется. Ее передний мощный участок дает начало парным головным долям, за счет которых образуются сложные глаза. Позади долей первыми закладываются зачатки головной лопасти (акрона) и двух передних сегментов: антеннального и мандибулярного. В некоторых случаях мезодерма представляет собой два ряда целомических мешков (как у кольчатых червей), которые через некоторое время разрушаются. Их клетки используются при построении мышц, сердца и других мезодермальных органов, а полости сливаются с остатками первичной полости тела, образуя смешанную полость – миксоцель.

Дальнейшее развитие ракообразных сопровождается метаморфозом различной сложности. У низших раков из яйца выходит личинка науплиус. Она имеет овальное тело, состоящее из трех сегментов, на которых метамерно расположены конечности. Антеннулы находятся на головной лопасти (акроне). На акроне имеется глаз. Антенны лежат на брюшной стороне тела по бокам рта, позднее они перемещаются на переднюю сторону головы; антенны участвуют в собирании пищи. Мандибулы (жвалы) лежат позади антенн и служат для плавания. Сзади лежит анальная лопасть с порошицей. Также личинка имеет кишечник, головной мозг и два брюшных ганглия, науплиальный глаз, одна пара выделительных органов (антеннальные железы). Между сегментом мандибул и анальной лопастью находится зона роста. Через определенные промежутки времени личинка линяет, причем с каждой линькой она все больше становится похожей на взрослое животное [14]. Метаморфоз носит постепенный характер, количество линек достигает 12 [17].

У высших раков метаморфоз приобретает черты специализации: сокращается и стабилизируется число линек, возникают новые личиночные формы. У десятиногих раков процесс начинается так же как же, а затем появляется личинка зоза. Она имеет полное количество сегментов, развитые ротовые конечности и ногочелюсти, зачатки грудных ножек, сформированное брюшко с последней парой конечностей (уроподиями). На следующей стадии метаморфоза формируется мизидная личинка, которая характеризуется полным развитием грудных ног, имеющих двуветвистую форму и закладкой брюшных конечностей. После линьки мизидная личинка превращается в молодого рака. Однако у большинства десятиногих процесс развития укорачивается. Так, у крабов из яйца вылупляется сразу зоза, а у речного рака метаморфоз отсутствует и развитие происходит внутри яйцевой оболочки. Из яйца выходит уменьшенная копия материнского организма. Такое развитие называется прямым. После выхода из яйца молодой рак растет, претерпевая ряд линек [14].

У Морского желудя (*Balanus*) из яйца выходит типичный науплиус, который после трех линек превращается в метанауплиуса, а после 5-й линьки – в циприсовидную личинку (ее спинной щит сплюснут с боков и напоминает раковину рачков из рода *Cypris*) [17]. Эта личинка имеет антеннулы, снабженные присосковидными прикрепительными дисками, а также отверстиями протоков цементных желез. Антенны и ротовые органы сильно редуцированы, брюшко развито слабо. Циприсовидная личинка не питается. Она некоторое время плавает при помощи грудных

ножек, а затем прикрепляется к субстрату антеннами таким образом, что брюшная сторона личинки обращена вверх. При этом начинает функционировать кишечник.

Более сложный метаморфоз наблюдается у *Sacculina*, паразитирующей на крабах. Из яиц саккулины вылупляются лецитотрофные науплиусы, некоторое время плавают и претерпевают несколько линек, после чего формируется ципривидная личинка, у которой отсутствуют сложные глаза и кишечник. Через несколько дней личинка прикрепляется к кожным покровам краба и претерпевает линьку. Дальнейшее развитие саккулины претерпело большие изменения. Она питается за счет хозяина и увеличивается в размерах.

У речного рака процессы, которые происходили во время постэмбрионального развития, протекают под покровом яйцевых оболочек. Поэтому эмбриогенез усложняется. Яйца речных раков крупные, достигают 2,5 см в диаметре и содержат большое количество желтка. Дробление яйца начинается как неполное, затем появляются клеточные границы, разделяющие яйцо на длинные и узкие клетки. Затем эти границы исчезают, на поверхности зародыща формируется бластодерма. Далее клетки на будущей брюшной стороне сгущаются и образуют утолщения: непарная бластопоральная область сзади, впереди у нее два утолщения, представляющие собой торако-абдоминальный зачаток, а также две головные лопасти на будущем переднем конце. Энтодерма образована путем инвагинации бластопоральной части бластодермы, одновременно из ее передней части иммигрируют клетки мезодермы. Бластопор замыкается. Клетки энтодермы захватывают желток, увеличиваются в объеме, преобразуются и формируют стенку средней кишки. На переднем конце зародыща из впячивания эктодермы формируется стомодеум, а на уровне торако-абдоминального зачатка – проктодеум. Три пары конечностей закладываются между этими лопастями. После того, как эктодерма выделит слой кутикулы, развитие на некоторое время приостанавливается. Данная стадия соответствует науплиусу. Торако-абдоминальный зачаток функционирует как зона роста. Здесь формируются все головные сегменты и три сегмента ногочелюстей. Затем данный зачаток выпячивается над поверхностью зародыща в форме подгибающегося вперед узкого придатка. Эта стадия развития напоминает личинку зоэа. Постепенно форма зародыща приближается к окончательной. Из яйцевых оболочек выходят маленькие раки [17].

У высших раков в бластопоральной области обособляется около 20 эктодермальных и 8 мезодермальных телобластов. Телобласты отделяют вперед от себя ряды клеток, которые дают начало экто- и мезодерме метанауплиальных сегментов. Совокупность экто- и мезодермальных телобластов образуют зону роста у низших раков. В результате деятельности телобластов зародышевое пятно превращается в удлиненную зародышевую полосу. Далее протекают процессы органогенеза. Из эктодермы развиваются кожные покровы, стомо- и проктодеум, органы чувств и нервная система, состоящая из головного мозга и брюшной нервной цепочки. Головной мозг подразделяется на три отдела: прото-, дейто- и тритоцеребрум. Протоцеребрум относится к акрону, развивается из головных лопастей и иннервирует сложные глаза. Дейто- и тритоцеребрум иннервирует антеннулы и антенны и закладывается как парные ганглии по сторонам и позади

стомодеума. Ганглии остальных сегментов входят в состав брюшной цепочки. Нервные ганглии развиваются из нейробластов, которые обособляются от эктодермы путем деламинации. Средняя кишка развивается из энтодермы. Мезодерма формируется из мезоэнтодермы в процессе гастрულიи. У науплиуса не наблюдается отчетливой сегментации, а в метанауплиальных сегментах образуются парные целомические полости. Затем их стенки распадаются на зачатки различных органов, в результате возникает смешанная полость тела (миксоцель). Мезодерма дает начало мышцам, сердцу, соединительной ткани и органам выделения: антеннальным и максиллярным железам. У низших раков во взрослом состоянии сохраняются только максиллярные железы, а у высших – только антеннальные. Зачатки половых желез появляются в мезодерме позднее. Клетки полового зачатка дают начало оо- и сперматогониям, стенки половых желез образуются из мезодермы, а половые протоки – из эктодермы [17].

#### **2.11.5. Многоножки (Myriapoda)**

У многоножек размеры яиц варьируют: самые крупные яйца характерны для представителей подкласса губоногих (Chilopoda) – до 5 мм в диаметре (Scolopendra), самые мелкие в подклассе Паукоподы – 100 мкм (Paucopus).

Для губоногих характерно поверхностное дробление, в результате которого образуется бластодерма. В ней появляется утолщенный участок – зародышевое пятно (или диск), который затем преобразуется в зародышевую полосу. У Physida у заднего края зародышевого пятна появляется небольшое утолщение, а в центре формируется углубление – первичная ямка. Возле первичной ямки клетки усиленно размножаются и мигрируют внутрь. Затем эти клетки частично дают мезодерму и частично рассеиваются в желтке, превращаясь в энтодерму. Зародышевое пятно постепенно удлиняется, первичная ямка вытягивается в первичную бороздку, из которой клетки продолжают выселяться. Затем первичная бороздка сглаживается, на месте ее переднего конца образуется стомодеум, а в задней части появляется зона роста, из которой внутрь выселяются клетки мезодермы. Благодаря деятельности зоны роста зародышевая полоска удлиняется и сегментируется. Из той части зародышевой полоски, которая соответствует зародышевому пятну формируются интеркалярный, мандибулярный, антеннальный, два максиллярных сегмента и сегмент ногочелюстей. Из части полоски, сформировавшейся за счет зоны роста, друг за другом обособляются еще 20 сегментов. Позади зоны роста возникает проктодеальный зачаток, имеющий форму ямки, из которой выселяются клетки мезодермы и кишечной энтодермы. Последняя распространяется по поверхности желтка и образует кишечный эпителий. Проктодеальный зачаток дает начало еще трем сегментам. Позднее на месте этого зачатка формируется проктодеум. Вполне сформированная зародышевая полоска имеет форму узкой ленты с загнутыми на спинную сторону концами. Далее происходит бластокинез, сходный с таковым у пауков [17].

Дальнейшее развитие многоножек происходит различным образом. Для представителей подкласса губоногих (Geophilus, Scolopendra) характерно прямое развитие, при котором из яйца выходит молодая многоножка, похожая на материнский организм и обладающая полным числом

туловищных сегментов и конечностей. У остальных губоногих и двупарноногих наблюдается развитие с анаморфозом. При этом из яйца выходит животное с неполным числом туловищных сегментов, количество которых восполняется при ряде линек. Молодь губоногих вылупляется с 12 парами туловищных конечностей, а маленькие двупарноногие имеют 3 передние пары ходных ножек, за которыми находится несколько безногих сегментов. Такая шестиногая стадия напоминает личинок многих насекомых, когда они еще лишены зачатков крыльев [14].

#### 2.11.6. Насекомые (Insecta)

Для Первичнобескрылых насекомых (Apterygota) характерно присутствие в развитии примитивных черт. Яйца ногохвосток (Collembola) имеют шаровидную форму и размеры от 150 мкм (Isotoma) до 500 мкм (Tetrodontophora). Наблюдается полное дробление яиц. У Isotoma на стадии 16 бластомеров клетки делятся в тангентальном направлении и происходит их дифференциация на поверхностный слой бластодермы и внутреннюю массу. При этом клетки освобождаются от желтка, отделяя от себя безъядерные фрагменты. Далее бластодерма разделяется на наружный слой эктодермы и внутренний слой мезоэнтодермы, затем на брюшной стороне зародыша формируется зародышевая полоска. Зародышевая полоска сегментируется, при этом челюстные сегменты обособляются первыми. До завершения сегментации начинается бластокинез: средняя часть зародышевой полоски перегибается на уровне 1-го грудного сегмента и вдавливается в желток, в результате зародышевая полоска становится изогнутой на брюшную сторону, вместо спинной. Далее происходит разрастание зародышевой полоски в ширину, ее боковые края смыкаются на спинной стороне. У ногохвосток появляются зачатки конечностей на голове и груди, а также на 1, 3, 4-м сегментах брюшка; из них формируются брюшная трубка и прыгательная вилка. У Collembola наблюдаются эмбриональные линьки. Первая кутикула выделяется на стадии бластодермы. Под ней образуется один или несколько слоев кутикулы. Во время постэмбрионального развития ногохвостки испытывают большое количество линек [17].

Яйца крылатых насекомых (Pterygota) имеют разнообразную форму. Они могут быть шарообразными, сплюснутыми, удлинёнными и билатерально-симметричными. Чаще имеют овальную форму. Размеры яиц чаще всего бывают 1-2 мм, но, например, у филлоксеры яйца имеют длину 20-30 мкм, а у шмеля до 15 мм длины. Первичная анимально-вегетативная полярность яйца выражена слабо. Анимальный полюс можно определить по наличию дегенерирующих редуционных ядер, которые располагаются на спинной стороне яйца ближе к переднему концу. У жуков, препончатокрылых, двукрылых и других Holometabola на заднем конце яйца в цитоплазме содержатся базофильные гранулы или же одно более компактное тельце, эти гранулы называются оосомой или половым детерминантом. Яйца очень богаты желтком, который заполняет всю их центральную часть, поэтому яйца претерпевают поверхностное дробление [14]. В результате деления ядра яйца образуется группа ядер дробления, которые продолжают делиться и двигаются к периферии, образуя постепенно расширяющуюся «ядерную сферу». После ряда делений ядра дробления вместе с окружающими их участками цитоплазмы



входят в периплазму и образуют бластодерму. Бластодерма сначала имеет синцитиальное строение, затем появляются поверхностные борозды, разграничивающие отдельные клеточные территории, которые вскоре ограничиваются базальными стенками, отделяющими их от внутренней массы желтка. У видов, имеющих оосому на заднем конце зародыша, в это же время происходит обособление клеток полового зачатка – гооцитов.

Бластодерма покрывает центральный желток. Часть ядер во время движения к периферии задерживается в середине желтка. В дальнейшем за счет этих ядер образуются особые желточные клетки, имеющие большое формообразовательное значение. Бластодерма через некоторое время дифференцируется на утолщенную зародышевую полосу и более тонкую внезародышевую часть. Зародышевая полоса образуется в результате стягивания клеток к брюшной стороне. Зародышевая полоса лежит на брюшной стороне ближе к заднему концу и состоит из расширенных головных лопастей – протоцефалона и более узкого туловищного отдела – протокоорма. В зависимости от длины протокоорма различаются разные типы зародышевых полосок:

- короткие – имеют сердцевидную форму и состоят только из головных лопастей и зоны роста (сверчок *Tachycines*, термиты, палочники и др. *Hemimetabola*);
- полудлинные – содержат протоцефалон, зону роста, материал нескольких передних сегментов (тизануры *Lepisma*, *Hemimetabola*: поденки, стрекозы, тараканы, уховертки, клопы; *Holometabola*: сетчатокрылые);
- длинные – содержат материал всех сегментов, не имеют зоны роста (большинство *Holometabola*) [17].

Далее в области зародышевой полосы начинаются процессы дифференцировки. Клетки бластодермы размножаются и уходят вглубь, в результате формируются две мезодермальные полосы, а бластодерма становится эктодермой. Позднее мезодермальные полосы делятся на парные зачатки, которые дают начало двойному ряду целомических мешочков. У высших насекомых (отр. *Diptera*) сегментация мезодермальных полосок подавляется и обособления самостоятельных целомов не происходит. Единого процесса формирования мезодермы до конца не выяснено. У многих форм зачатком энтодермы являются желточные клетки. У *Diptera* и некоторых других насекомых на переднем и заднем концах зародышевой полосы обособляются две группы клеток, являющиеся зачатками энтодермы.

Одновременно с началом закладки зародышевых пластов начинается процесс формирования зародышевых оболочек [14]. Их формируется две – амнион и сероза, благодаря погружению зародышевой оболочки в желток (бластокинезу). Существует две фазы бластокинеза – анатрепсис (погружение зародышевой полосы и образование оболочек) и кататрепсис (вторичный выход зародышевой полосы на поверхность и освобождение от оболочек).

Для поденок, стрекоз, большинства прямокрылых и других *Hemimetabola* характерен примитивный тип бластокинеза. При этом задний конец зародышевой полосы погружается в желток и начинает отгибаться к переднему концу и увлекать за собой часть внезародышевой

бластодермы. Он постепенно продвигается вперед и благодаря этому к концу анатрепсиса зародышевая полоска полностью погружается внутрь желтка и оказывается в перевернутом положении (ее головной конец обращен к заднему концу яйца, а брюшная сторона обращена к спинной стороне яйца). Та часть внезародышевой бластодермы, которая попала внутрь, образует амнион, а часть, оставшаяся на поверхности – серозу. Образовалась амниотическая полость – пространство между зародышевой полоской и амнионом, которое сообщается с внешней средой при помощи отверстия (амниопора), оно впоследствии замыкается. Эктодерма зародыша по всему краю переходит в амнион, а сероза полностью утрачивает связь с зародышем и соприкасается с ним в месте замыкания амниопора [17].

В таком погруженном состоянии зародыш проводит значительную часть эмбрионального развития, при этом он увеличивается в размерах, претерпевает сегментацию. Сегменты обособляются спереди назад как у остальных членистоногих и кольчатых червей. В головном отделе закладываются глазные и антеннальные лопасти с соответствующими зачатками, интеркалярный сегмент, который позже редуцируется и 3 сегмента ротовых конечностей. Далее кзади обособляются 3 грудных сегмента, несущих зачатки конечностей, и 11 брюшных сегментов [14]. После этого наступает кататрепсис – образуется разрыв в месте контакта амниона с серозой, через него высовывается головной конец зародыша и движется вперед по брюшной стороне яйца [17]. Боковые края зародышевой полоски растут в ширину и постепенно обрастают желток, сходясь на спинной стороне – происходит «замыкание спины», желток оказывается внутри зародыша, остатки эмбриональных оболочек стягиваются к переднему концу и резорбируются. У представителей Holometabola бластокинез упрощен. Длинная зародышевая полоска покрывает большую часть брюшной поверхности яйца. Внезародышевая бластодерма дает начало кольцевой амниотической складке, нарастающей на зародыш спереди, сзади и с боков. После замыкания амниопора из наружного листка складки образуется сероза, а из внутреннего – амнион.

У многих высших насекомых наблюдается тенденция к редукции зародышевых оболочек. У большинства перепончатокрылых амнион не образуется, а края внезародышевой бластодермы отделяются от зародышевой полоски и смыкаются над ней, образуя серозу. У эндопаразитов (например, наездников) сероза является трофамнионом – органом питания зародыша за счет хозяина. У мух наблюдается полная или частичная утрата зародышевых оболочек.

Согласно предположению насчет биологического смысла бластокинеза, перемещения зародыша внутри желтка улучшают условия его питания. Главное его значение – защита зародыша от внешней среды (приспособление к развитию в наземных условиях): от влияния колебаний влажности. Сероза выделяет на своей поверхности кутикулу, благодаря чему усиливается ее защитное значение. Амниотическая жидкость содержит вещества, препятствующие ранней хитинизации покровов зародыша, поэтому нет необходимости в эмбриональных линьках. Главным провизорным органом является сероза. Амнион является частью эмбриональной эктодермы, входящей в состав амниотической складки.

Формирование большинства органов насекомых завершается в яйце, недоразвитыми остаются половая система, крылья и др. Выделяют три стадии закладки органов:

- протоподную – на голове из выпячиваний эктодермы развиваются антенны, мандибулы и две пары максилл, причем 2-я пара сливается и образует нижнюю губу; верхняя губа развивается впереди ротового отверстия в форме складки гиподермы; на груди закладываются три пары ходных ног;
- полиподную – появляются зачатки брюшных конечностей;
- олигоподную – позднее большая часть брюшных конечностей редуцируется.

Часто брюшные конечности не закладываются вообще. Например, у многих преопнчатокрылых и мух грудные (иногда и головные) конечности остаются в зачаточном состоянии (в виде имагинальных дисков), и из яйца вылупляется аподная (безногая) личинка [19].

Далее формируются внутренние органы. Передняя и задняя кишки образуются в виде двух эктодермальных выпячиваний. Способы формирования средней кишки обнаруживают большое разнообразие. У одних насекомых она развивается за счет энтодермальных желточных клеток, а у других средняя кишка образуется за счет эктодермальных элементов – клеток, находящихся на концах зачатков передней и задней кишок [14]. Эти зачатки приобретают подковообразную форму и растут концами навстречу друг другу. После того как концы обеих подков соединятся, они начинают расти в ширину и образуют вокруг массы желтка замкнутый мешок. Реже (например, у мух) зачатки средней кишки имеют форму двух чаш, которые срастаются своими краями [17]. У партеногенетических самок тлей и некоторых наездников средняя кишка образуется за счет эктодермы в результате сильного разрастания зачатка передней кишки, достигающего заднего конца тела. Энтодермальные элементы при этом дегенерируют [14]. Трахеи закладываются в виде парных трубковидных выпячиваний эктодермы в туловищных сегментах, начиная со 2-го грудного и кончая 8-м брюшным. Их внутренние концы ветвятся и образуют продольные и поперечные анастомозы (места соединения).

Брюшная нервная цепочка образуется из двух продольных утолщений эктодермы, которые разделены неглубокой бороздкой. В этих утолщениях происходит дифференциация клеток на поверхностный дермальный слой и более глубокий слой нейробластов. Нейробласты претерпевают неравномерное деление, в результате которого образуются ряды более мелких клеток, которые продолжают делиться и преобразуются в нейроны и ганглии. В эктодерме головных лопатей за счет нейробластов сходным образом формируются прото- и дейтоцеребрум головного мозга. Из эктодермы головы у *Hemimetabola* развиваются простые глазки (*ocelli*) и сложные фасеточные глаза, а у *Holometabola* – личиночные глазки (*stemmata*). На дне зачатка задней кишки (проктодеума) образуются мальпигиевы сосуды в виде трубчатых выпячиваний, которые у насекомых (в отличие от паукообразных) имеют эктодермальное происхождение. Мезодерма распадается на ряд сомитов, в которых образуются целомические полости. Впоследствии целомические мешки распадаются, образуя смешанную полость тела. У палочников и уховерток целомические мешки имеют на поперечном разрезе треугольную форму и в них

выделяются три дивертикула: медианный, латеральный и вентральный. Некоторое количество мезодермальных клеток остается между целомическими мешками. После разрушения целомических мешков из клеток медианных дивертикулов формируются зачатки брюшных продольных мышц. Вентральные дивертикулы входят в зачатки конечностей и образуют их мускулатуру. Из соматического листка латеральных дивертикулов развиваются мышцы и жировое тело – форма соединительной ткани, характерная для насекомых, в клетках которой накапливаются запасные питательные вещества и экскреты, а из висцерального листка формируется мускулатура кишечника. На вершинах латеральных дивертикулов обособляются группы кардиобластов – крупных клеток, формирующих сердечную трубку. Клетки крови образуются из свободных мезодермальных клеток, лежащих между медианными дивертикулами [17].

Мезодерма принимает участие в развитии половой системы. Время обособления полового зачатка у насекомых сильно варьирует. Например, у *Lepisma* среди Apterygota, прямокрылых, тараканов и богомолов гоноциты в висцеральном листке мезодермы поздно становятся различимыми. Они располагаются во 2-6 брюшных сегментах и образуют 5 пар метамерно расположенных зачатков яйцевых трубочек (овариол). Каждый зачаток состоит из нескольких гоноцитов и мезодермальной оболочки. Метамерное расположение яйцевых трубочек утрачивается из-за укорочения яйцеводов. У самцов три пары зачаточных семенников лежат в 4-6 сегментах брюшка, позднее каждый зачаток разделяется на два. У большинства Holometabola половой зачаток обособляется на стадии бластодермы или во время дробления – на стадии 8 ядер у двукрылого *Miastor* и наездника *Pretwichia*. После того как образовалась зародышевая полоска, половой зачаток оказывается у ее заднего конца и прodelывает с ней бластокинетические перемещения. Далее гоноциты образуют две компактные группы, которые одеваются мезодермальной оболочкой. Эти зачатки дают начало пучкам яйцевых трубочек или семенникам [17].

## **2.12. Щупальцевые (Tentaculata)**

### **2.12.1. Мшанки (Bryozoa)**

У мшанок, относящихся к подклассу Gymnolaemata, развитие чаще всего протекает в целоме материнского зооида или в специальной инкубационной сумке, иногда при этом образуются плацентоподобные органы, через которые зародыш получает от матери дополнительное питание. Лишь у некоторых представителей яйца развиваются во внешней среде.

У яйцекладущих видов один зооид образует около 20 яиц, у живородящих – несколько меньше (иногда одно). Размеры яиц не превышают 100 мкм. Яйца претерпевают полное и почти равномерное дробление, приближающееся к радиальному типу. Исключением является дробления яйца *Flustrella hispida*, при котором на вегетативном полюсе формируется 4 крупных бластомера, что напоминает спиральное дробление [17].

В результате радиального дробления возникает бластула, часто сплюснутая в одном направлении. Сначала она имеет вид пластинки, а позднее становится похожей на чечевицу. Часть клеток на одном полюсе бластулы внедряется в бластоцель и дает начало неразделенному зачатку энтодермы и мезодермы [14]. Гастрюляция проходит путем погружения внутрь 4 вегетативных клеток, которые продолжают делиться, их дочерние клетки заполняют весь бластоцель. Эти внутренние клетки представляют собой мезоэнтодерму. Если у личинки хорошо развит кишечник, то внутренние клетки дифференцируются на энто- и мезодерму; в энтодерме в результате расхождения клеток образуется полость, далее на вегетативном полюсе прорываются ротовое и анальное отверстия. У личинок многих мшанок кишечник не формируется и вся внутренняя масса клеток представляет собой мезодерму.

У круглоротых мшанок зародыши развиваются в гонозооидах, имеющих форму урны. Полипид дегенерирует и превращается в клеточную массу, обеспечивающую питание зародыша. В каждом гонозооиде развивается одно яйцо диаметром 15 мкм. В результате дробления формируется первичный зародыш, который растет и во много раз увеличивается в объеме. В нем намечается разделение клеток на экто- и мезодерму. Затем зародыш принимает неправильную лопастную форму и распадается на вторичные зародыши, которые продолжают разделяться. В результате из одного яйца развивается больше сотни зародышей [17].

Основная личиночная форма – цифонаут, характерен для яйцекладущих мшанок (*Electra pilosa*, *Membranipora membranacea*, *Alcyonidium albidum* и др.). Вполне сформированный цифонаут имеет вид сплюснутого с боков конуса. Тело заключено в двустворчатую раковину. На вершине конуса находится аборальный орган, который несет чувствительные реснички. Оральная поверхность (основание конуса) вогнута и образует мантийную полость. По краям мантийной полости проходит кольцо мощных локомоторных ресничек – корона. Под короной лежат нервное и мышечное кольца. Поперек мантийной полости проходит ресничный валик, разделяющий ее на входную и выходную камеру. В глубине входной камеры расположен рот, ведущий в глотку, далее следуют желудок и задняя кишка, открывающаяся на дне выходной камеры. Глотка и желудок имеют энтодермальное происхождение. На оральной поверхности впереди входной камеры располагается грушевидный орган, образовавшийся в результате впячивания эктодермы со щелевидным отверстием. У переднего края грушевидного органа находится пучок длинных ресничек, при помощи которых личинка ощупывает субстрат перед прикреплением. В выходной камере впереди ануса расположен толстостенный железистый орган – внутренний мешок, который открывается наружу узким отверстием. Он выворачивается во время метаморфоза, а его клейкие выделения служат для прикрепления личинки.

Цифонаут плавает в толще воды, затем опускается на дно, где некоторое время ползает и наконец прикрепляется к субстрату. Далее внутренний мешок личинки выпячивается и расплывается на субстрате, а личиночные органы распадаются на отдельные клетки и резорбируются. Личинка превращается в эктодермальный мешок, содержащий мезодермальные клетки и продукты распада личиночных органов. В таком виде личинка соответствует цистиду, в

верхней части которого начинает образовываться полипид. Он развивается из части эктодермы, примыкающей к аборальному органу. Этот эктодермальный диск впячивается и принимает вид замкнутого мешочка, на поверхности которого оседают мезодермальные клетки, формирующие целомический эпителий. Эктодермальный пузырек увеличивается в объеме и разделяется на верхнюю часть, из которой впоследствии образуется влагалище щупалец (атриум) и нижнюю часть, являющуюся зачатком кишечника. Обе полости соединяет отверстие, которое позднее становится анальным. Зачаток кишки принимает форму изогнутой трубки, в нем намечаются отделы, соответствующие пищеводу, желудку, кишке. Слепой конец этой трубки соединяется с коротким выпячиванием дна атриума, на этом месте образуется рот. Вокруг рта формируются зачатки щупалец, врастающие в полость атриума. В промежутке между ртом и анусом из эктодермы дна атриума образуется нервный ганглий.

У личинок живородящих *Gymnolaemata* наблюдается упрощение строения. Они не имеют раковины, форма тела приближается к сферической. Аборальный орган имеет форму диска и содержит зачаток будущего полипида (у *Bugula* это две клеточные пластинки – экто- и мезодермальные бласты). Кишечник либо отсутствует, либо недоразвит. Эпидермис цистида развивается из эпителия внутреннего мешка и мантийной бороздки, а полипид образуется из бластом. Личинки круглоротых мшанок устроены еще проще. В результате метаморфоза образуется анцеструла (родоначальница), которая почкуется и дает начало колонии.

У мшанок из подкласса *Phylactolaemata* развитие несколько отличается. Они все живородящи. Яйца развиваются в оэциях – впячиваниях брюшной стенки цистида. Яйца мелкие (20 мкм у *Fredericella sultana*), претерпевают полное, не вполне равномерное и асинхронное дробление, в результате которого формируется целобластула. Гастрюляция протекает путем иммиграции или эпиболии. Клетки энтодермы вскоре разрушаются. Далее на вегетативном полюсе обособляются две группы клеток, подстилающие эктодерму и ограничивающие целомическую полость. Эта стадия соответствует первичному цистиду. Эмбриональное развитие сопровождается ростом зародыша и оэция. Из эктодермы зародыша развивается плацента, через которую он получает питательные вещества. К концу эмбрионального развития плацента исчезает и на переднем конце зародыша появляются зачатки одного или нескольких полипидов. Зародыш превращается в личинку, которая выходит из оэция и плавает около суток. При этом отверстие мантии расширяется и полипиды высовываются наружу. Такая личинка представляет собой анцеструлу или маленькую колонию. Затем она прикрепляется задним концом к субстрату.

У пресноводных мшанок помимо наружного почкования имеется еще и внутреннее. При последнем формируются внутренние почки – статобласты, служащие для пренесения неблагоприятных условий (подобны геммулам губок). Статобласты образуются внутри канатика – мезодермальной трубки, которая тянется от кишечной петли к брюшной стенке цистида (по-видимому, это остаток брюшного мезентерия). Сформированные статобласты имеют слегка уплощенную форму. Они накапливаются в целоме, затем осенью после гибели материнской колонии освобождаются, а весной «прорастают» [17].

### **2.12.2. Плеченогие (Brachiopoda)**

У представителей подкласса беззамковые (Ecardines) яйца достигают в диаметре 90-100 мкм (*Lingula anata*). Дробление полное и почти равномерное. В конце дробления зародыш округляется и превращается в целобластулу. Гастрюляция протекает путем инвагинации [17]. Бластопор замыкается и личинка принимает вид слепо замкнутого двухслойного мешка из экто- и энтодермы. Процесс закладки мезодермы напоминает деламинацию, характерную для вторичноротых животных. При этом энтодермальный кишечник образует два боковых выпячивания, которые отшнуровываются и располагаются по бокам кишки в виде двух целомических мешков. Затем у личинки развиваются органы. Она выходит из яйца, уже заключенная в двустворчатую раковину, и напоминает взрослое животное. Она ведет планктонный образ жизни, плавает при помощи ресничек на лофофоре, высовывающемся из раковины [14].

В подклассе замковых (Testicardines) брахиопод яйца несколько крупнее – 120-180 мкм. Дробление приближается к радиальному типу, в результате образуется целобластула. Мезодерма обособляется путем деламинации или энтероцельным способом [17]. Развитие представителей данного подкласса сопровождается глубоким метаморфозом, в результате которого формируется личинка, напоминающая трохофору. Личинка замковых плеченогих имеет сначала вид овального двухслойного мешочка, затем она несколько удлиняется и подразделяется двумя поперечными кольцевыми бороздками на 3 участка: головной, туловищный и стебельковый. Головной отдел тела разрастается в виде зонтика, обрамленного ресничками, с теменной пластинкой на темени и 4 глазками. На туловищном участке формируются две свешивающиеся книзу кожные складки – спинная и брюшная, с двумя группами длинных тонких щетинок в каждой. Стебельковый отдел имеет вид простого сосочка. На этой стадии личинка плавает в планктоне при помощи ресничек, которые помогают ей держаться в воде. Продолжительность плавания личинки составляет 10-30 дней. Затем личинка оседает на дно, прикрепляется к субстрату при помощи стебелька, складки мантии заворачиваются кверху и охватывают туловище личинки. При этом внутренняя поверхность мантии личинки становится наружной и, наоборот, наружная поверхность – внутренней. У основания головного отдела в виде впячивания образуется рот и передняя кишка, которая соединяется с энтодермальным зачатком средней кишки. Вскоре щетинки исчезают, головной отдел редуцируется, оставляя небольшую складочку – эпистом, на спинном крае рта. Раковина выделяется складками мантии, стебельковый отдел вырастает в стебелек. Ранее появляются зачатки рук в виде двух простых бугров (напоминают лофофоры мшанок), расположенных на спинной стороне ото рта. Далее руки испытывают спиральное закручивание, что характерно для взрослого животного [14].

### **2.13. Иголокожие (Echinodermata)**

Большинство иголокожих – раздельнополые животные. У них образуется много мелких, бедных желтком, изолецитальных яиц, которые выметываются в воду, где и развивается зародыш.

Но у офиур (*Ophiuridea*), голотурий (*Holoturiidea*) и морских лилий (*Crinoidea*) яйца вынашиваются в особых выводковых сумках, тогда яиц образуется меньше, и они богаты желтком. Яйца одеты желточной оболочкой. Сперматозоиды проникают в зрелое яйцо. Яйца претерпевают полное, равномерное дробление, идущее по радиальному типу. Классическим примером животных с радиальным типом дробления являются голотурии. Первые два деления яйца проходят в меридиональном направлении, третье – в экваториальном. Далее наблюдается правильное чередование делений в меридиональном и широтном направлении. На стадии 32 бластомеров образуются 4 венца по 8 бластомеров, расположенных друг над другом. Бластоцель открыт на обоих полюсах. Далее правильность дробления нарушается и зародыш принимает округлую форму [17].

У морских ежей дробление неравномерное. При этом на стадии 16 клеток выделяются 8 бластомеров средней величины, из которых в дальнейшем образуется эктодерма, 4 крупных энтодермальных бластомера и 4 маленькие клетки, дающие мезенхиму (соединительную ткань). В результате дробления образуется целоблатсула, покрытая жгутиками. На ее нижнем полюсе образуется глубокое впячивание – зачаток энтодермальной средней кишки. Бластула превращается в гастралу. Бластопор лежит на заднем конце личинки.

Мезодерма у иглокожих формируется энтероцельно из двух зачатков:

1. Производные мелких клеток в начале образования гастрального впячивания отделяются от других клеток, уходят в бластоцель, где формируют рыхлое скопление мезенхимы;
2. Основная часть мезенхимы образуется от энтодермальной средней кишки гастралы. От слепого верхнего конца кишечника отшнуровывается зачаток целома в виде замкнутого пузырька. Затем он делится на два целомических мешочка (правый и левый целома), которые ложатся по сторонам кишечника [14]. Каждый мешочек разделяется на три части, образуется три пары целома: передние – аксоцели, средние – гидроцели и задние – соматоцели. Левый аксоцель открывается наружу гидропором [17].

Далее формируется полный кишечник. При этом зачаток кишечника нагибается передним концом на брюшную сторону кишечника. Навстречу ему на поверхности тела гастралы образуется впячивание эктодермы – зачаток передней кишки, который сливается с загибом средней кишки. Иглокожие относятся к вторичноротым животным. Это означает, что на месте первичного рта (бластопора) образуется анальное отверстие (порошица), а рот формируется из отдельного вторичного впячивания эктодермы.

Типичной личинкой иглокожих является диплеврула. У нее порошица смещается на брюшную сторону, личинка становится билатерально симметричной, имеет выпуклую спинную и седловидно вдавленную брюшную сторону. На валике, окружающем рот сохраняются реснички, образующие околоротовой венчик (мерцательный шнур) [14]. Этот валик носит название околотовой впадины. Мерцательный шнур обеспечивает циркуляцию воды через околоротовую впадину, чем способствует сбору пищевых частиц и выполняет локомоторную функцию. Затем начинается усложнение контуров околоротовой впадины: по ее краю появляются длинные



выросты (руки), отороченные ресничным шнуром. Это является приспособлением к плавающему образу жизни (увеличение поверхности тела и удлинение ресничного шнура).

У разных классов иглокожих диплеврула претерпевает изменения, связанные с формой тела и расположением мерцательного шнура. В результате возникают личинки следующих типов:

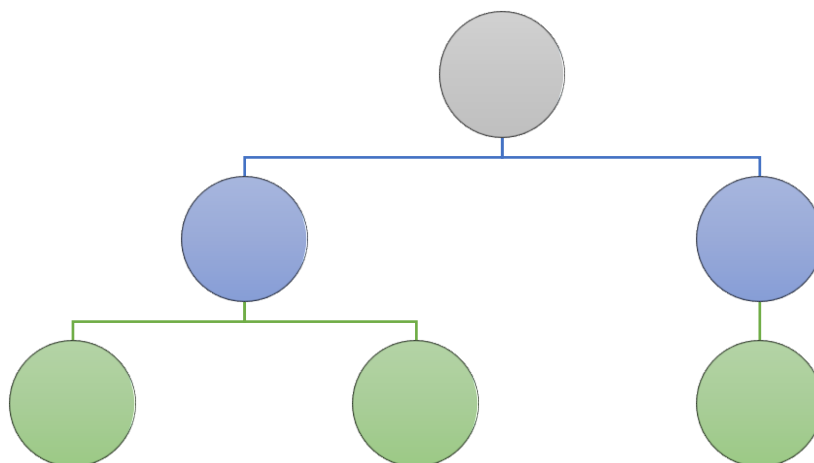
- Офиоплутеус – характерен для офиур, эхиноплутеус – образуется у морских ежей. Задний конец личинок имеет форму конуса, на переднем расширенном конце расположена околоротовая впадина, по краям которой находится 4-6 пар длинных отростков (рук), которые поддерживаются скелетными иглами. У эхиноплутеуса руки сближены и в их основании расположены ресничные валики – «эполеты», которые служат для усиления локомоторной функции [17].
- Аурикулярия – характерна для голотурий. Личинка имеет овальное тело, рот находится в глубине брюшного вдавления, сплошной, цельный мерцательный шнур огибает вдавление, образуя дополнительные изгибы и петли [14].
- Бипиннария – встречается у морских звезд. У них две направленные вперед петли ресничного шнура сходятся на макушке и сливаются. Ресничный шнур разделяется на два кольца: предротное, окружающее выпуклый предротный щиток и послеротовое, окаймляющее околоротовую впадину личинки.
- Брахиолярия – образуется в результате появления на предротной лопасти бипиннарии трех придатков цилиндрической формы с клейкими прикрепительными дисками – брахиол.
- Долиолярия – развивается у морских лилий. Эта личинка имеет вид бочонка, опоясанного 5 ресничными поясками.
- «Вителлярый» - личинка, развивающаяся в случае большого количества желтка. Она имеет более компактную форму, реснички располагаются поперечными кольцами [17].

Личинки всех иглокожих сначала имеют билатеральную симметрию. Закладка дефинитивного 5-лучевого строения начинается с образования амбулакральной системы, которому предшествуют изменения целомических мешков. Каждый из них прешнуровывается в двух местах, образуя справа и слева от кишечника три пары целомических мешков. Оба задних (третьих) мешка преобразуются в целом взрослого животного. Первый и второй правые мешки недоразвиты. Между двумя левыми передними мешками остается связующий каналец, который затем превращается в каменистый канал амбулакральной системы. При этом первый целомический мешок сообщается с наружной средой особым каналцем с отверстием – будущим мадрепоритом. Позднее этот мешок входит в состав осевого органа взрослого животного. Средний левый целомический мешок – гидроцель – является зачатком всей амбулакральной системы. Данный зачаток вытягивается и охватывает переднюю кишку в виде подковы с 5 слепыми выростами, затем подкова смыкается в околоротовое кольцо; слепые выросты вытягиваются и дают начало радиальным амбулакральным каналам. За счет целомических мешков также образуется псевдогемальная система взрослых иглокожих [14].

## Материалы к технологии развития критического мышления через чтение и письмо (РКМЧП) [15, 21]

### 1. Инструкция по работе с приемом «кластер»

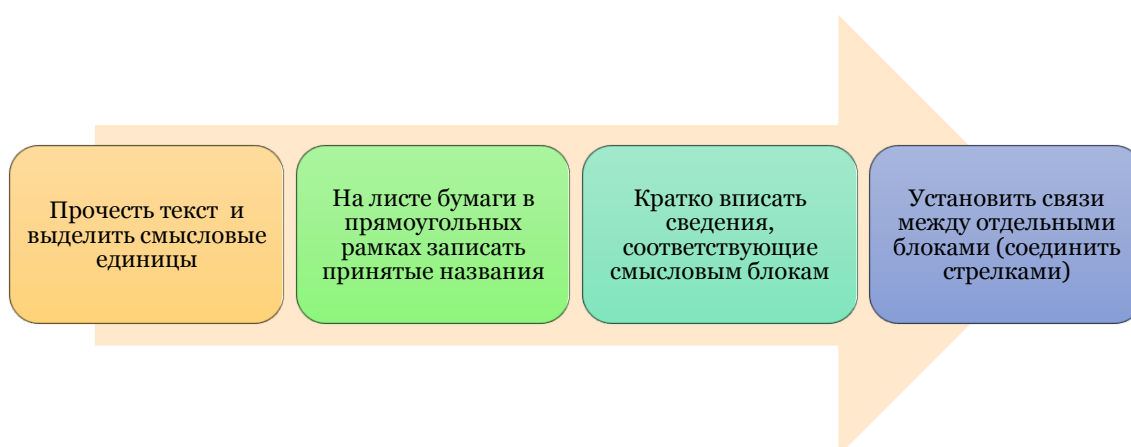
**Кластер** – это графическая организация материала, показывающая смысловые поля того или иного понятия. Слово «кластер» в переводе означает пучок, созвездие, гроздь.



#### Инструкция для обучающихся

1. Прочитай текст.
2. Проанализируй, что является главным «Действующим лицом» в тексте: что именно описывается - объект или процесс.
3. Если «героем» текста является объект, тогда в названиях вертикальных столбцов – могут быть:
4. название объекта;
5. состав объекта;
6. структура объекта;
7. особенности объекта.

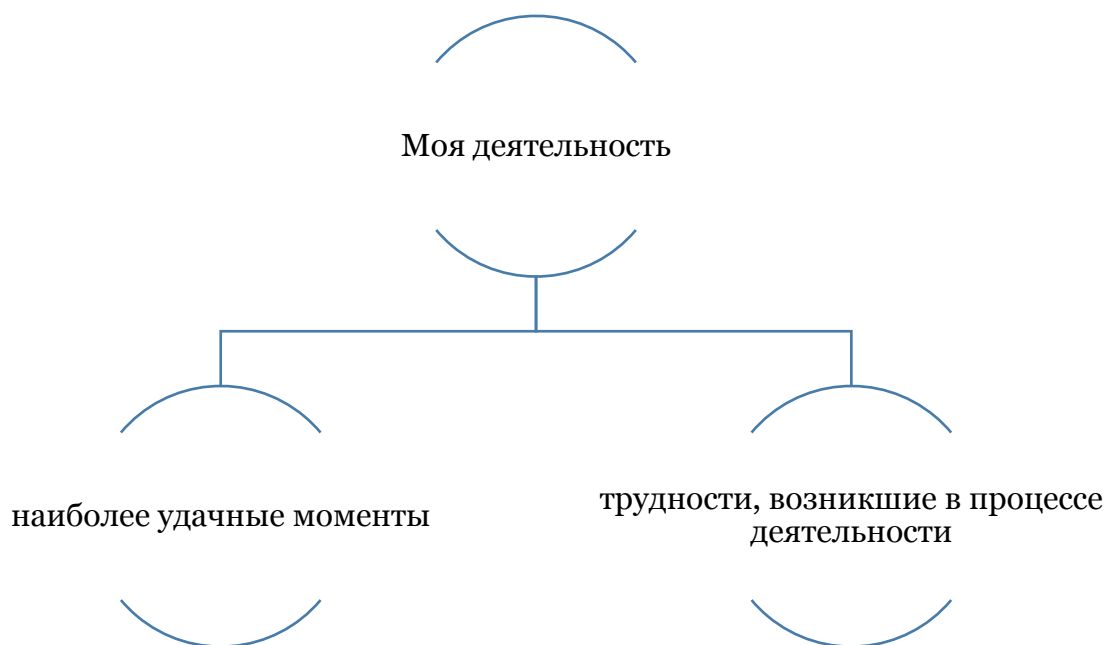
#### Этапы подготовки кластера:



### Матрица оценивания учебной работы «кластер»

| Критерии   | Дескрипторы   |  |  |
|--|---|--|--|
|  | Репродуктивный уровень  | Продуктивный уровень   | Творческий уровень   |
|  | 1 балл  | 2 балла  | 3 балла  |
| Полнота содержания<br>(0-3 балла)  | Смысловые единицы выделены частично                                   | Смысловые единицы выделены полностью с определением ключевых и второстепенных единиц | Смысловые единицы дополнены новой информацией (вне текста)                 |
| Логика изложения материала<br>(0-3 балла)                                    | Показаны связи между смысловыми единицами с обозначением опорных слов | Обозначены причинно-следственные связи между смысловыми единицами                    | Причинно-следственные связи между смысловыми единицами содержат объяснение |
| Культура оформления<br>(0-3 балла)   | Информация читаема, графически структурирована                        | Информация классифицирована с помощью цветового решения                              | Применена система знаково-символических обозначений                        |
| * 0 баллов – показатель отсутствует  |   |  |  |
| Максимальное количество баллов – 9 (количество баллов соответствует отметке) |   |  |  |

### Рефлексия после работы по составлению кластера

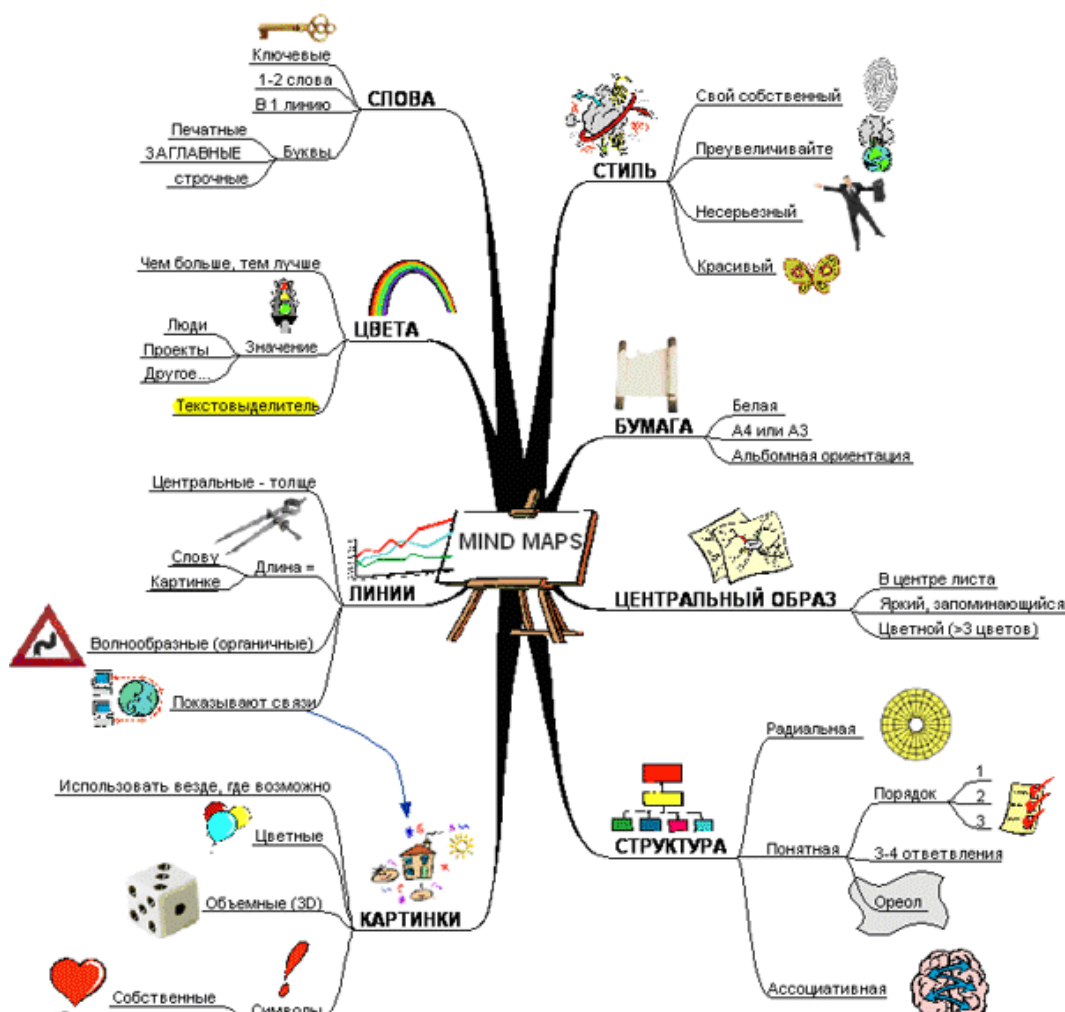


## 2. Инструкция по работе с приемом «интеллект-карта»

**Интеллект карты** — это инструмент, позволяющий:

- эффективно структурировать и обрабатывать информацию;
- мыслить, используя весь свой творческий и интеллектуальный потенциал.

Интеллект-карты – очень красивый инструмент для решения таких задач, как проведение презентаций, принятие решений, планирование своего времени, запоминание больших объемов информации, проведение мозговых штурмов, самоанализ, разработка сложных проектов, собственное обучение, развитие, и многих других.



### Инструкция для обучающихся

Максимально свободно выражайте свои идеи. Будьте творческими, яркими, выразительными. Чем меньше Вы будете себя ограничивать, тем лучше получится карта.

1. Центральный образ
  - 1.1 Определите центральный образ и изобразите его в центре листа.
  - 1.2 Для центрального образа используйте три и более цветов.
  - 1.3 Придайте изображению объем, можно использовать выпуклые буквы.
2. Ассоциируйте
  - 2.1 Набросайте на черновик понятия, которые ассоциируются

центральный образ.

2.2 Объедините понятия (ассоциации) в группы по определенным признакам.

2.3 Задайте графические образы для каждой группы понятий или каждому понятию внутри группы.

3. Информационность

3.1 Стремитесь к ясности в выражении мыслей.

3.2 Придерживайтесь принципа по одному ключевому слову на каждую линию.

3.3 Используйте печатные буквы, размещайте слова в одну линию.

3.4 Размещайте ключевые слова над соответствующими линиями.

3.5 Соединяйте линии с другими линиями и следите за тем, чтобы главные ветви карты соединялись с центральным образом.

3.6 Делайте главные линии плавными и более жирными.

3.7 Отграничивайте блоки важной информации с помощью линий.

3.8 Следите за тем, чтобы ваши рисунки (образы) были предельно ясными.

3.9 Старайтесь располагать слова горизонтально.

4. Оформление

4.1 Стилль собственный, красивый.

4.2 Структура радиальная, понятная, ассоциативная.

4.3 Чем больше цвета, тем лучше, используйте текстовыделитель.

4.4 Картинки использовать везде, где возможно, цветные, объёмные.

4.5 Можно использовать символы свои или общепринятые.

#### Матрица оценивания учебной работы «интеллект-карта»

| Критерии   | Дескрипторы  |   |   |
|--|--|---|---|
|  | Репродуктивный уровень                                   | Продуктивный уровень  | Творческий уровень  |
|  | 1 балл   | 2 балла   | 3 балла   |
| Центральный образ (ЦО)   | ЦО задан   | ЦО изображён графически, в цвете, объёмный  | ЦО задаёт общую концепцию содержания, цельность восприятия            |
| Тематические группы  | Тематические группы фрагментарны (выделены не полностью) | Тематические группы выделены, в группах определены смысловые единицы 2, 3 порядка                       | Тематические группы отграничены посредством формы, цвета, изображения |
| Оформление   | Читаемость, аккуратность в организации информации        | Толщина линий соответствует уровням, слова размещены над линиями, длина слова соответствует длине линии | Наличие изображений (цветные, объёмные, авторские)                    |
| *10 балл – особое мнение жюри (за красоту, структурированность, порядок, полноту содержания) |  |   |   |

#### Рефлексия после работы по составлению интеллект-карты

Одноминутное эссе: короткое эссе по вопросам «Что самое главное ты узнал сегодня на уроке?»; «Какой материал остался для тебя непонятным?»

### 3. Инструкция по работе с приемом «инсерт»

**Инсерт** - умение систематизировать и анализировать информацию

|   |   |
|---|---|
| I – interactive<br>N – noting<br>S – system<br>E – effective<br>R – reading and<br>T – thinking | самоактивирующая системная разметка для эффективного чтения и размышления |
|---|---|

**Во время чтения текста** необходимо делать на полях пометки

**После прочтения текста** – заполнить таблицу, где значки станут заголовками граф таблицы. В таблицу кратко заносятся сведения из текста.

**Таблица «Инсерт»**

| <b>V</b>  | <b>+</b>  | <b>–</b>  | <b>?</b>   |
|---|---|---|--|
| Поставьте «V» (да) на полях, если то, что вы читаете, соответствует тому, что вы знаете, или думали, что знаете | Поставьте «+» (плюс) на полях, если то, что вы читаете является для вас новым | Поставьте «–» (минус) на полях, если то, что вы читаете, противоречит тому, что вы уже знали или думали, что знаете | Поставьте «?» на полях, если то, что вы читаете, непонятно, или же вы хотели бы получить более подробные сведения по данному вопросу |

Предлагается несколько вариантов пометок:

**1 вариант:** 2 значка (колонки) «+» и «V»

**2 вариант:** 3 значка (колонки) «+», «V», «?»

**3 вариант:** 4 значка (колонки) «+», «V», «?», «–»

### 4. Инструкция по работе с приемом «знаю, хочу узнать, узнал» (таблица «ЗХУ»)

Этот прием графической организации материала поможет собрать уже имеющуюся по теме информацию, расширить знания по изучаемому вопросу, систематизировать их. Все предлагаемые формулировки записываются в столбик "Знаю" для общего внимания без корректировки и без оценивания. Затем предлагается вопрос: "Что бы вы хотели узнать?" В столбик "Хочу узнать" записываются эти формулировки. Пишутся сведения, понятия, факты только своими словами, не цитируя учебник или иной текст, с которым работали.

| Знаю «З» | Хочу знать «Х» | Узнал «У» |
|----------|----------------|-----------|
|          |                |           |
|          |                |           |

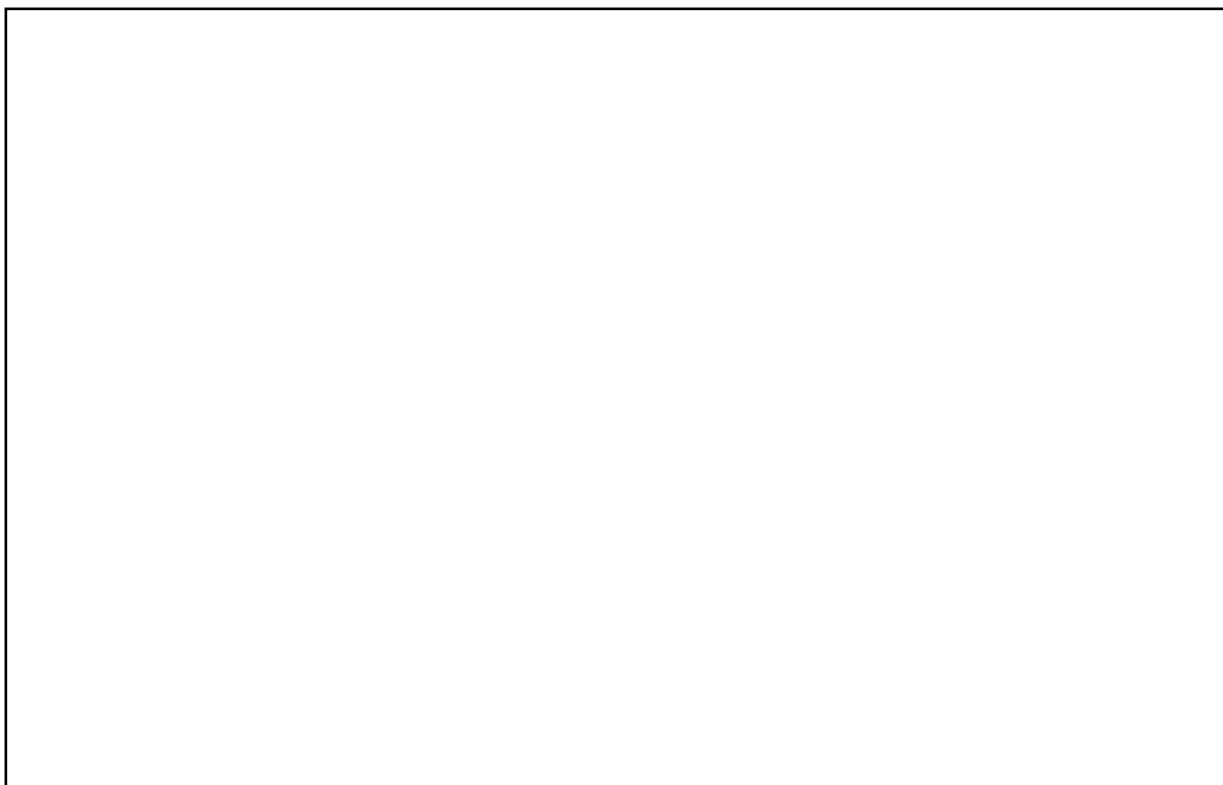
**Рабочая тетрадь по элективному курсу «Клуб эмбриологов».**

**Эмбриогенез беспозвоночных животных**

**Бластомер 1. Вводное занятие «Добро пожаловать в клуб юных эмбриологов!»**

(Что такое эмбриология? Зачем нам ее изучать? Методы эмбриологических исследований.)

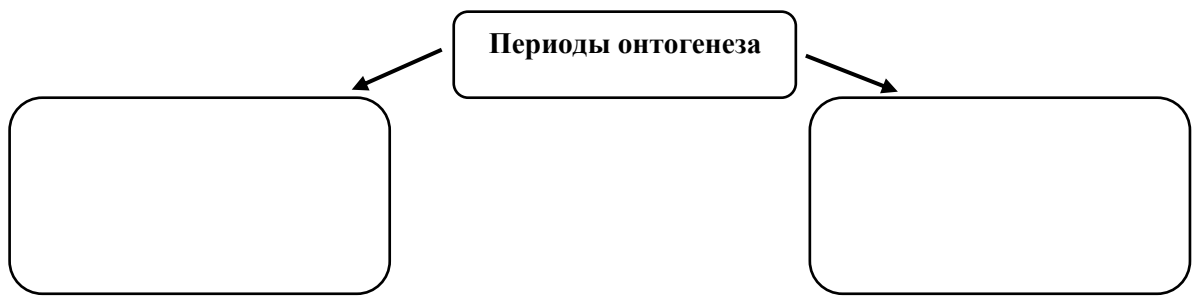
**Задание 1.** *Поместите все, что у вас ассоциируется с эмбриологией: слова, словосочетания, предложения, образы, рисунки, эмблемы в поле, расположенном ниже.*



**Задание 2.** *Посмотрите видео о начальных событиях во время эмбрионального развития ([Эмбриональное развитие.wtu.tr4](http://Эмбриональное_развитие.wtu.tr4)).*

*Вспомните: что такое онтогенез?*

*Заполните пропуски в схеме:*



**Задание 3. Сформулируйте определение:**

**Эмбриональное развитие — это**

---



---



---

**Задание 4. Подумайте и обсудите в парах: зачем нам изучать эмбриогенез беспозвоночных животных? Запишите ваши мысли ниже:**

---



---



---

**Задание 5. Найдите соответствие между методом исследования в эмбриологии и его определением:**

| Название метода                  | Определение   |
|----------------------------------|---|
| 1. Описательный                  | А. Извлечение участка зародыша и выращивание его в искусственной среде  |
| 2. Сравнительно-морфологический  | Б. изучение развития особи в искусственно измененных условиях или в условиях нарушения типичных соотношений между ее составляющими. |
| 3. Экспериментальные методы      | В. Наблюдение за изменениями, происходящими при развитии особи.   |
| 4. Изучение фиксированных срезов | Г. Сопоставление стадий эмбрионального  |



|  |   |
|--|---|
| зародышей с помощью световой и электронной микроскопии | развития различных животных. Благодаря ему устанавливается сходство особенностей развития различных видов животных.   |
| 5. Маркировка частей зародыша красителями              | Д. Пересадка маркированного участка зародыша на место ранее удаленного. Применяется для выявления путей миграции клеток и источников развития тканей.   |
| 6. Трансплантация                                      | Е. Позволяет проводить анализ динамики тканевых и внутриклеточных изменений развития частей зародыша.   |
| 7. Эксплантация  | Ж. Позволяет изучать перемещение клеток в развивающемся зародыше. При окраске зародыша используются нетоксичные маркеры (нейтральный красный, нильский голубой, древесный уголь), а также антитела к определенным белкам. |

## Бластомер 2. С чего все начиналось?

(История эмбриологии. Соотношение индивидуального и исторического развития)

### Задание 1. Прочитайте текст «Этапы развития эмбриологии»:

#### Что такое преформизм и эпигенез?

В эмбриологии зарождаются два пути осуществления процессов в ходе эмбрионального развития, это *теория преформизма* и *теория эпигенеза*. Суть *теории преформизма* заключается в том, что зародыш формируется уже в гамете, а в ходе эмбриогенеза он лишь увеличивается в размерах. Немного ранее возникла противоположная идее преформизма *теория эпигенеза*. Согласно ей, зародыш постепенно развивается в ходе эмбриогенеза.

#### Этапы развития эмбриологии

##### 1 этап. Вскрытие яиц (Аристотель, рекапитуляция, эпигенез)

Аристотель вскрывал куриные яйца и анатомировал зародышей различных животных. К его заслугам относится классификация животных по эмбриологическим признакам, заложение представлений о различных путях эмбрионального развития. Аристотель

предвосхитил теорию рекапитуляции (повторения) признаков суждением о том, что в процессе эмбриогенеза общие признаки появляются раньше частных и полагал, что эпигенез есть правильная альтернатива преформизму. Эта идея актуальна и в наши дни.

## **2 этап. Микроскопические исследования (А. Левенгук, преформизм)**

С изобретением в XVI веке микроскопа стало возможным более подробное изучение эмбрионального развития организмов. Один из основоположников научной микроскопии Антони ван Левенгук открыл мир простейших, подробно описал поведение сперматозоидов многих животных. В XVIII в. сторонники преформизма разделились на анималькулисты (сперматиков), которые считали, что зародыш заключен в сперматозоиде, и овистов, убежденных в том, что зародыш находится в яйцеклетке. Одним из выдающихся преформистов был профессор Геттингенского университета Альбрехт фон Галлер. Он наблюдал за увеличением размеров и массы зародыша цыпленка, одним из первых применив в эмбриологии количественный метод.

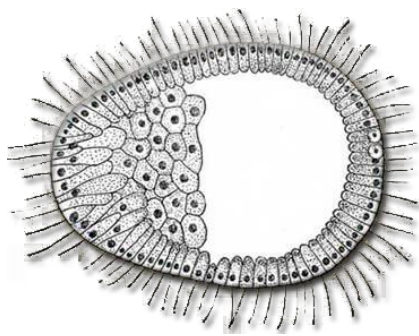
## **3 этап. Открытие зародышевых листков (К. Бэр, К.Ф. Вольф, Х. Пандер, «онтогенез есть преформированный эпигенез»)**

Х. Пандер первым ввел в эмбриологию понятие о зародышевых листках (он различал их три: серозный, слизистый, средний – кровяной) и установил, что в зародышевом развитии органы образуются путем изгибания этих листков.

К. Бэр впервые обнаружил настоящее яйцо у млекопитающих. Он изучал эмбриогенез цыпленка, развил теорию о зародышевых листках, выделил анимальный (дающий покровы и нервную систему) и вегетативный листки (дающий сосуды, мышцы и пищеварительный тракт), а также зародышевую хорду. Бэр описал развитие всех главных органов позвоночных животных и обнаружил сходство эмбрионов высших и низших животных. Эти исследования позволили ученому сформулировать закон зародышевого сходства. Параллельно был открыт закон эмбриональной дивергенции, смысл которого заключается в том, что в эмбриональном развитии сначала возникают признаки типа (наиболее общие), затем класса, а в последнюю очередь рода и вида. Представления Бэра об эмбриональном развитии вылились в предложенную им блестящую формулу: онтогенез есть преформированный эпигенез, которая является идеей современной эмбриологии.

## **4 этап. Эмбриология и эволюция (Ч. Дарвин, Э. Геккель, А. О. Ковалевский, И. И. Мечников, основной биогенетический закон, теория фагоцителлы)**

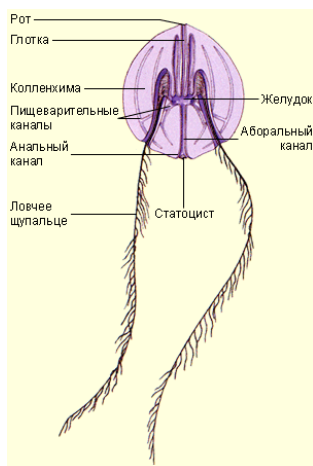
Эмбриологией стали интересоваться и ученые-эволюционисты. Чарльз Дарвин подбирал сведения по эмбриологии, доказывающие реальность эволюции. Эрнст Геккель является последователем и пропагандистом учения Ч. Дарвина. Ученый сформулировал основной биогенетический закон, который гласит: развитие зародыша (онтогенез) есть краткое и сжатое повторение эволюционного развития (филогенеза) данной группы организмов. Филогенетическое направление в эмбриологии в XIX в. развивали Александр Онуфриевич Ковалевский и Илья Ильич Мечников. А.О. Ковалевский исследовал и установил общие закономерности в развитии беспозвоночных и позвоночных животных, распространил на беспозвоночных учение о зародышевых листках, доказав родство организмов. И.И. Мечников создал теорию **фагоцителлы**, которая способствовала механизму происхождения многоклеточных животных.



**Рис. 1. Фагоцителла**

*\*Фагоцителла - предок всех многоклеточных животных, состоит из слоя поверхностных клеток – эктодермы, или кинобласта и внутренней клеточной массы – паренхимы, или фагоцитобласта. Кинобласт выполняет функции ограничения, внешнего обмена и движения; фагоцитобласт – внутреннего обмена, внутриклеточного пищеварения. Из кинобласта и фагоцитобласта в ходе эволюции возникло всё многообразие форм тканей многоклеточных животных организмов.*

## **5 этап. Неодарвинизм (А. Вейсман, Г. Дриш, концепция зародышевой плазмы)**



**Рис. 2. Гребневик**

Создатель неодарвинизма Август Вейсман применил цитогенетический подход для объяснения эмбриогенеза, предложив концепцию зародышевой плазмы, согласно которой половые и соматические клетки различаются потенциально. Ганс Дриш проводил опыты над гребневиками. У них изоляция бластомера на стадии двухклеточного зародыша и удаление части плазмы сопровождается уменьшением числа развивающихся гребней. Благодаря опытам ученого была окончательно доказана роль цитоплазмы в дифференцировке развивающегося зародыша. Г. Дриш создал и глубоко обосновал физиологию развития, согласно которой зародыш на каждой стадии развития необходимо рассматривать как организм. Он объяснял развитие как смену элементарных процессов, сопровождающих каждую стадию. Эксперименты Дриша способствовали укреплению в эмбриологии эпигенетической концепции, актуальной в наше время.

В эмбриологии постепенно стал доминировать аналитический подход, начинала формироваться экспериментальная и аналитическая эмбриология. В результате многочисленных исследований сформировался современный облик науки эмбриологии, ее методологическая и теоретическая база, которая используется при изучении эмбрионального развития организмов.

**Задание 2. Найдите в тексте формулировки нижеприведенных терминов и выпишите их:**

**Преформизм -**

---



---



---

**Эпигенез -**

---



---



---

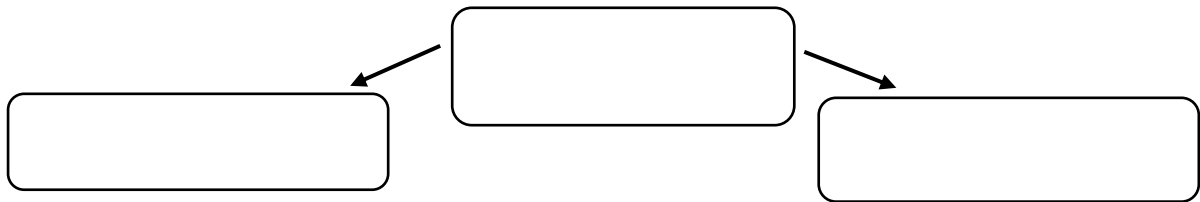
**Задание 3.** *Подумайте, сколько будет полей в таблице «Этапы развития эмбриологии» и как они будут называться. Начертите эту таблицу в поле ниже и заполните ее, используя информацию из текста.*

**Задание 4.** *Используя информацию из дополнительных источников запишите ответ на вопрос: как соотносятся индивидуальное и историческое развитие?*

### **Бластомер 3. Как зарождается новая жизнь?**

(Образование половых клеток)

**Задание 1.** *Заполните пропуски в схеме:*



**Задание 2.** *Прочитайте текст:*

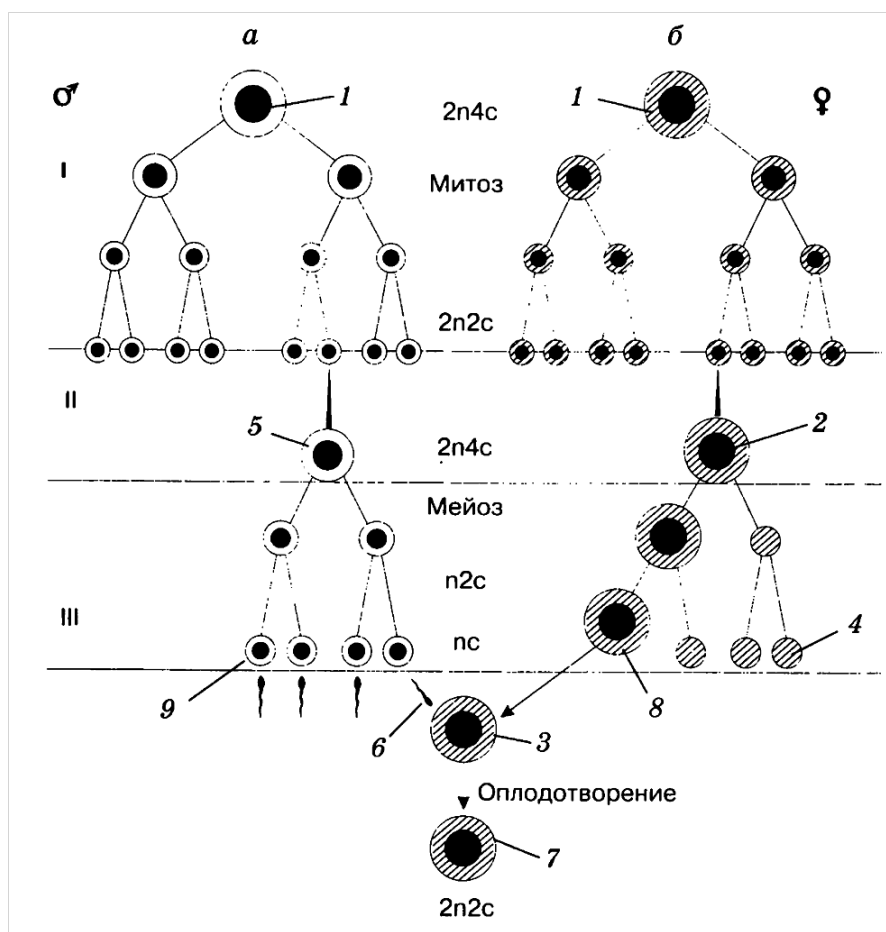
На стадии первичных гоноцитов мужские и женские половые клетки неотличимы. Различия появляются после их проникновения в половые железы, где гонциты размножаются путем *митотических делений*. В этот период половые клетки называются *гониями*, женские – *оогониями*, мужские – *сперматогониями*. Оогонии прекращают размножаться еще в эмбриональном периоде жизни самки, задолго до наступления половой зрелости, а сперматогонии, размножаются в течение всего периода зрелости самца. Некоторые из этих клеток прекращают делиться и вступают в *период роста*, превращаясь в *ооциты* и *сперматоциты*. При интенсивном росте ооцитов значительно увеличивается количество цитоплазмы и накапливается много запасных питательных веществ. В этот период они называются *ооцитами первого порядка* и вступают в профазу I мейоза. Механизм роста ооцита неодинаков у разных животных и зависит от *типов питания яйцеклеток*.

В конце периода роста количество ДНК в ядре удваивается, и ооцит становится тетраплоидным. Затем происходят два деления созревания и образуются 4 гаплоидные клетки: одно зрелое яйцо и три редукционных тельца. Основной особенностью делений созревания в ооцитах является то, что они резко неравномерны. Перед первым делением созревания ядро ооцита мигрирует к его поверхности. Таким образом, в ооците выделяется два полюса: анимальный – точка ооцита, к которой ближе всего находится ядро и вегетативный – противоположный анимальному. Далее в результате первого деления созревания половина хромосомного набора выталкивается в маленькую клетку – первое редукционное (направительное) тельце, а яйцевая клетка после этого процесса называется *ооцитом II порядка*. Второе деление созревания происходит путем выделения II редукционного тельца таких же размеров, как и I. Биологический смысл резкой неравномерности деления созревания заключается в том, что невыгодно дробить на части накопленный в процессе роста яйцеклетки запас питательных веществ.

При сперматогенезе потомками гоноцитов служат стволовые сперматогенные клетки. Эти клетки нерегулярно делятся, оставаясь в недифференцированном состоянии. Далее их деления становятся более регулярными, а после каждого деления клетки

изменяют свою величину и форму. Такие клетки называют сперматогониальными. Сперматогониальные деления постоянно происходят у половозрелых самцов. Число делений строго определено для каждого вида. Огромное количество продуцируемых сперматозоидов возникает за счет делений стволовых клеток. Когда сперматогоний вступает в профазу первого деления созревания, он становится сперматоцитом I порядка, который делится на два сперматоцита II порядка, а последние в ходе второго деления созревания – на две сперматиды. Затем каждая сперматида в результате сложных цитологических преобразований становится сперматозоидом. Процесс спермиогенеза продолжается несколько дней (4 дня у морского ежа). Сперматогонии, сперматоциты и сперматиды почти непрерывно связаны друг с другом цитоплазматическими мостиками, образуя синцитий (слой сросшихся клеток). Этим объясняется высокая степень синхронности их делений. Соматические клетки в стенках семенных канальцев (так называемые клетки Сертоли) снабжают сперматогониальные клетки питательными веществами и гормонами.

**Задание 4. Подпишите названия зон при овогенезе и сперматогенезе на рисунке:**



**Задание 5. Ответьте на вопросы по тексту:**

| Вопрос  | Ответ |
|---|-------|
| 1. Как называются женские половые клетки в период митотических делений? |       |

|  |  |
|--|--|
| 2. Как называются мужские половые клетки в период митотических делений?          |  |
| 3. От чего зависит механизм роста ооцитов?                                       |  |
| 4. Какие клетки прекращают размножаться еще в эмбриональном периоде жизни самки? |  |
| 5. Какие клетки в сперматогенезе начинают делиться регулярно?                    |  |